

Biología

Unidad 8

La respiración celular

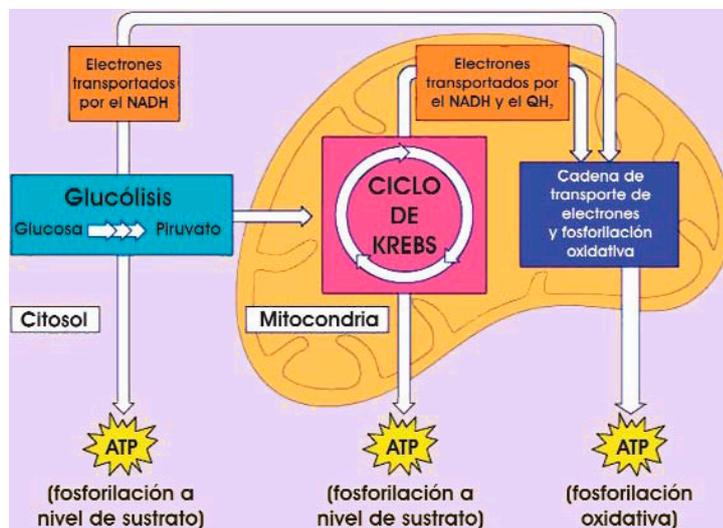


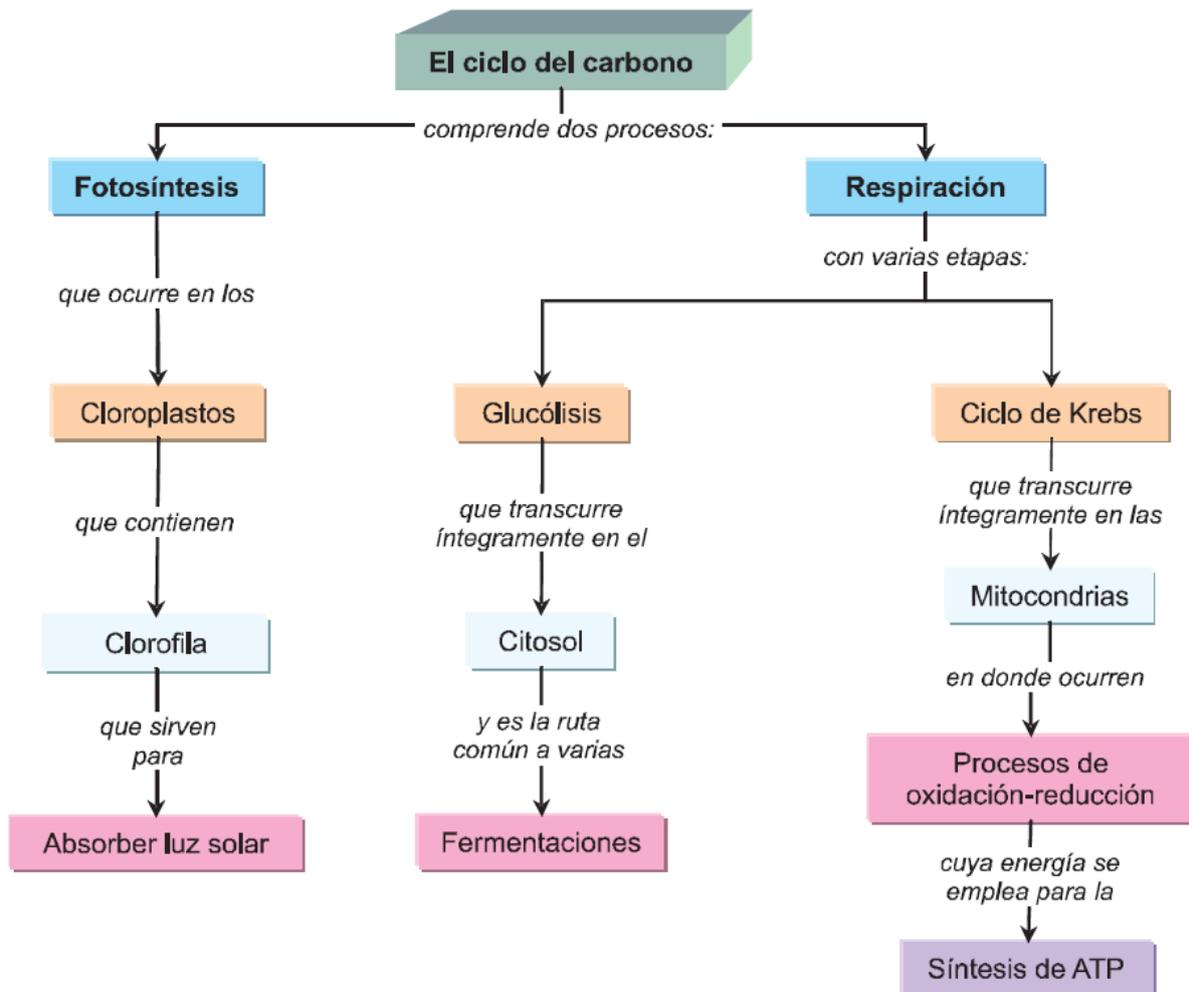
Ilustración 8.1. Esquema que representa las tres etapas básicas de obtención de la energía (ATP) y las zonas donde ocurre (Fuente: <http://porpax.bio.miami.edu>).

Como vimos en la Unidad 4, dos grandes grupos de reacciones bioquímicas tienen lugar en el interior de la célula: las anabólicas y las catabólicas. Ambas son complementarias, en el sentido de que unas utilizan lo que las otras producen, de manera que no pueden darse reacciones anabólicas sin que se produzcan reacciones catabólicas. No obstante, para facilitar el estudio del metabolismo es conveniente dissociarlas, y analizar por separado cada conjunto de procesos.

En esta Unidad estudiaremos algunas rutas catabólicas que permiten obtener energía a partir de la degradación de nutrientes orgánicos y su transformación en moléculas sencillas como el **dióxido de carbono**.

Índice

1. El ciclo del carbono, desde el interior de la célula	326
1.1. Participación de los seres vivos en el ciclo del carbono	327
1.2. El ciclo del carbono a nivel celular fotosíntesis y respiración	328
1.3. El flujo de energía acoplado al ciclo del carbono	330
1.4. La química de la fermentación y el ATP	332
Actividades	334
2. Oxidación de glúcidos	336
2.1. La glucólisis	336
2.2. Formación del acetil-CoA y ciclo de Krebs	342
3. Catabolismo de los lípidos y otras biomoléculas	347
Actividades	349
4. La conexión entre el ciclo del carbono y el oxígeno	351
4.1. Otros elementos en el ciclo del carbono	351
4.2. Las mitocondrias	353
4.3. La cadena respiratoria	354
4.4. La hipótesis quimiosmótica	356
4.5. Las dos “monedas” energéticas	358
4.6. Hidrogenosomas y peroxisomas	361
Actividades	362
Solucionario	364
Glosario	368
Bibliografía	369



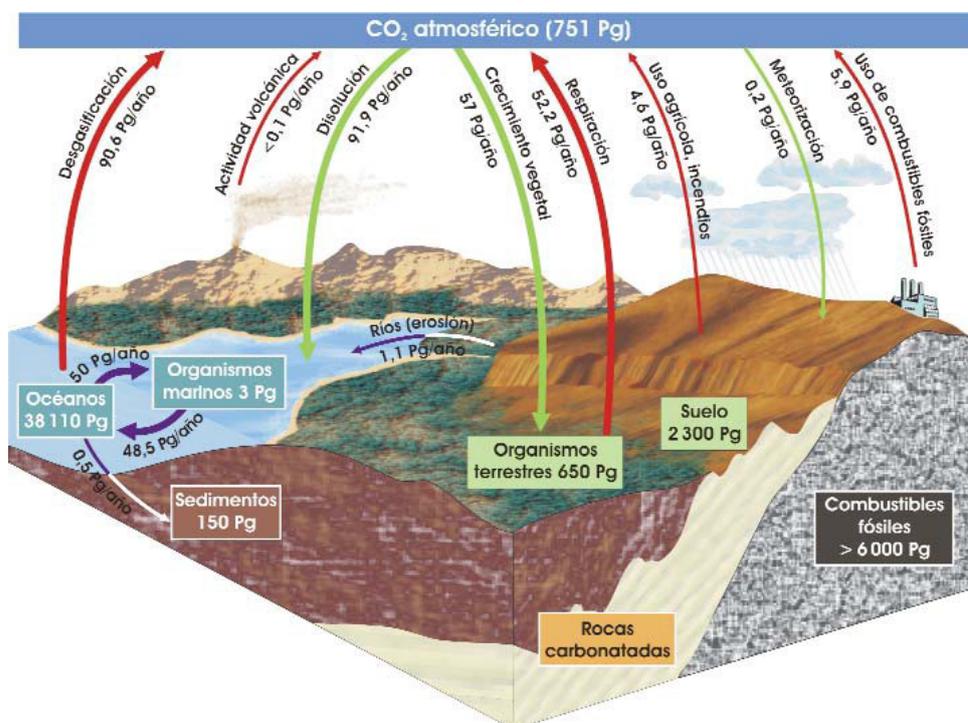
Los objetivos que nos proponemos alcanzar con el estudio de esta Unidad son los siguientes:

1. Reconocer la necesidad de que exista un mecanismo en la naturaleza para reciclar el dióxido de carbono y el oxígeno.
2. Formular conjeturas contrastables acerca de los mecanismos básicos de la respiración celular.
3. Aplicar los conocimientos sobre el metabolismo a situaciones de la vida cotidiana.
4. Formular predicciones lógicas sobre los resultados experimentales que obtuvieron los científicos que investigaron el metabolismo.
5. Reconocer las reacciones de óxido-reducción en el metabolismo.
6. Describir la función del ATP y de las principales coenzimas en el metabolismo.
7. Conocer la finalidad, productos iniciales y finales, localización celular, tipo de célula, orgánulo o parte del orgánulo donde tienen lugar la glucólisis, las fermentaciones, el ciclo de Krebs, la cadena respiratoria y la β -oxidación de los ácidos grasos.
8. Comparar el rendimiento energético de las fermentaciones y de la respiración celular y razonar las causas de su distinta rentabilidad energética.

1. El ciclo del carbono, desde el interior de la célula

La energía proporcionada por los procesos catabólicos es necesaria no solo para mantener en funcionamiento la maquinaria celular, sino para formar orgánulos, ensamblar microtúbulos y, en definitiva, desarrollar todo tipo de trabajo celular. En último término, sin embargo, dicha energía proviene del Sol. Pero el proceso de captación de la energía solar, que estudiaremos en la Unidad 9, va asociado a la asimilación del dióxido de carbono y su transformación en materia orgánica.

Ilustración 8.2. Esquema global del ciclo del carbono. En los recuadros se señala la cantidad de carbono, expresada en petagramos (1 Pg = 1 015 g), acumulada en varios depósitos, y junto a las flechas se indica cuánto carbono se intercambia al año entre ellos (Fuente: ASH).



El **dióxido de carbono** (CO₂) sirve para fabricar nuestros alimentos y buena parte de las fibras y materiales de construcción; la madera, el petróleo, el gas natural y el carbón contienen carbono atrapado por las plantas y por otros organismos a partir del CO₂; y de la cantidad de CO₂ depende la temperatura de nuestro planeta, nuestro bienestar e incluso nuestra vida. A su vez, la cantidad de CO₂ está supeditada a un entramado de procesos geológicos y biológicos, del que cabría destacar dos rasgos:

- Los procesos *naturales* que producen CO₂ se nivelan aproximadamente con los que lo consumen (aunque dicho equilibrio es muy endeble, y los seres humanos lo hemos alterado de manera más que notoria), lo que nos daría pie a hablar de un **ciclo del CO₂** [véase la ilustración 8.2].

- En el transcurso de tales procesos el carbono del CO_2 pasa a formar parte de la materia orgánica y de compuestos como el metano (CH_4) o el ión bicarbonato (HCO_3^-). Por esta razón, resultará más adecuado referirse al ciclo del carbono.

1.1. Participación de los seres vivos en el ciclo del carbono

El ciclo del carbono se halla firmemente unido a la síntesis y descomposición de materia orgánica, además de al trasiego de otros materiales como el oxígeno, según veremos a continuación.

Como explicamos en la Unidad 1, Lavoisier había concluido en 1780 que la respiración era como una combustión sin llama en la que se consumían el oxígeno (O_2) y la materia orgánica llevada por la sangre a los pulmones para producir CO_2 , H_2O y calor. Lo que, a su vez, suscitaba dos importantes preguntas:

- ¿Cómo se restituye la materia orgánica “quemada”? La respuesta es inmediata: alimentándose, por supuesto. Pero los alimentos proceden de los tejidos vegetales, o de animales que se los comen. Reformulemos, pues, la pregunta: ¿con qué fabrican las plantas sus tejidos?
- ¿Cómo se “purifica” el aire viciado por la respiración animal? En términos actuales, ¿cómo se elimina el CO_2 producido y se regenera el O_2 consumido?

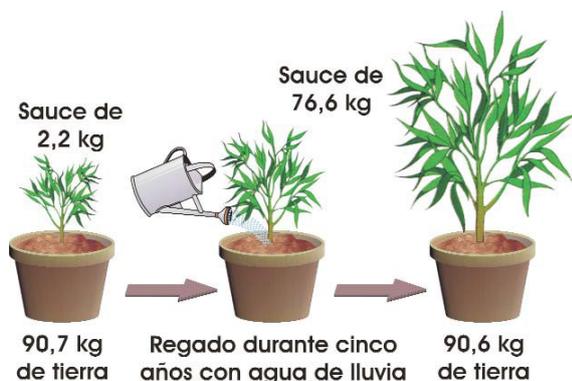


Ilustración 8.3. Experimento de van Helmont, con el que quiso demostrar que la madera de un sauce provenía solo del agua con la que lo había regado durante cinco años; la cantidad de tierra que se consumió era muy pequeña en comparación con el incremento de masa de la planta (Fuente: ASH).

En principio no tendría por qué existir relación alguna entre ambas cuestiones. De hecho, lo primero que se le ocurre a cualquiera que cultive una planta es situarla en un suelo bien abonado y añadir la suficiente cantidad de agua. Tierra y agua parecían ser, pues, los factores básicos para el crecimiento de las plantas. Estas ideas “de sentido común” habían sido puestas a prueba en el siglo XVII por científicos como el belga Jan Baptist van Helmont (1579-1644), autor del primer experimento controlado de la historia de la Biología [véase la ilustración 8.3], o el inglés John Woodward (1665-1728), para quien era la **tierra**, y no el **agua**, el principal nutriente de los vegetales.

Estos investigadores cuantificaron la tierra o el agua que consumía la planta en crecimiento, pero sus experimentos fueron poco concluyentes porque ignoraron la posible participación de los gases del **aire** en el proceso (a pesar de que fue el propio Van Helmont quien descubrió el CO_2). Más de un siglo después, la llegada de diversas

técnicas que permitían analizar y cuantificar gases hizo que se pusiera de manifiesto cuál era su papel:

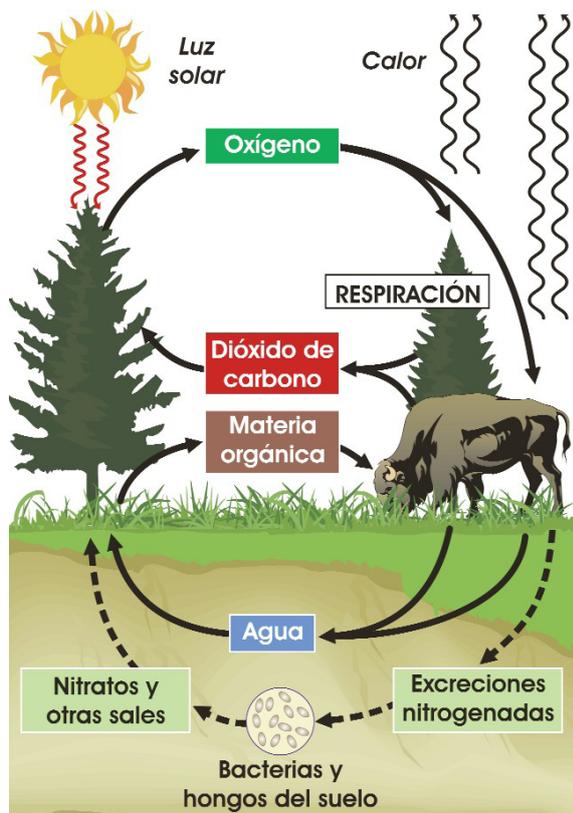


Ilustración 8.4. Detalle del ciclo del carbono de la ilustración 8.2, pero centrado en los organismos terrestres. Se muestra también parte del ciclo del nitrógeno (flechas a trazos). (Fuente: ASH).

- El médico holandés Jan Ingenhousz (1730-1799) observó que, al sumergir una planta en agua, sus partes verdes producían burbujas de O_2 , pero solo en presencia de luz. En la oscuridad, toda la planta —y no solo sus partes verdes— producía CO_2 .
- El químico suizo Nicolas-Théodore de Saussure (1767-1845) dedujo que la producción de CO_2 por las plantas significaba que éstas también respiran, como los animales; de hecho, debían *respirar tanto de día como de noche*, aunque, al exponerlas a la luz, el consumo de O_2 quedaría enmascarado por su producción. Este último proceso parecía ser en cierto modo inverso a la respiración: en su transcurso las plantas tomaban CO_2 del aire y lo **asimilaban** (producían a partir de él materia orgánica, en vez de consumirla); también debían utilizar agua, porque la suma del peso de la materia orgánica seca y del O_2 producidos era muy superior al del CO_2 consumido.
- El químico francés Jean-Baptiste Joseph Dieudonné Boussingault (1802-1887) mostró que, además del aire y del agua, las plantas obtienen nutrientes también del suelo; por ejemplo, nitratos o fosfatos.

El panorama que se nos presenta provisionalmente, tras las aportaciones de estos científicos, queda reflejado en la ilustración 8.4.

1.2. El ciclo del carbono a nivel celular: fotosíntesis y respiración

¿Por qué el oxígeno solo se forma en las hojas y tallos verdes de las plantas? Recordemos que el proceso solo ocurre cuando hay luz; y, justamente, el color (verde) de tales órganos indica la presencia de una sustancia que absorbe luz.

En 1818, los químicos franceses Pierre Joseph Pelletier (1788-1842) y Joseph Bienaimé Caventou (1795-1877) extrajeron mediante disolventes suaves un **pigmento** de las hojas al que llamaron **clorofila** (del griego *khlorós*, “verde”, y *phyllon*, “hoja”). Pero la clorofila purificada en un tubo de ensayo era incapaz de liberar O_2 , por más que se le suministrase CO_2 , H_2O y luz. Debía formar parte de una compleja maquinaria celular fuera de la cual no “funcionaba”.

1.3. El flujo de energía acoplado al ciclo del carbono

De la misma forma que la rueda hidráulica de un antiguo molino era impulsada por un flujo de agua (el río), el ciclo del carbono es impulsado por un **flujo de energía**. Según muestran las ilustraciones 8.4 y 8.6, la energía entra en el ciclo en forma de **radiación solar**, de longitud de onda relativamente corta (entre 0,38 y 0,74 μm), y sale como radiación térmica —calor—, de longitud de onda mucho más larga (en torno a los 12 μm). Esto es, se pasa de una energía concentrada a una energía más dispersa, tal y como estipula la **segunda ley de la termodinámica** [véase la ilustración 1.20].

Profundicemos en los detalles del ciclo del carbono concretando cómo ocurre esa dispersión de energía y a qué procesos da lugar. Para Lavoisier, lo importante de la respiración era precisamente que garantizaba el suministro del calor animal. Hoy en día el énfasis se pone en el extremo opuesto: no en la energía que se disipa en forma de calor, sino en la que se recupera para realizar trabajo celular.

Según explicamos en la Unidad 1, la energía que estaba confinada y que, para satisfacer las demandas de la segunda ley de la termodinámica, se dispersaría por un sistema o por su entorno —totalmente si durante el proceso no se efectuara trabajo alguno— es, por definición, la **energía libre** de ese sistema. La clave del funcionamiento de las células vivas radica en que son capaces de aprovechar una parte de la energía libre para efectuar trabajo, en lugar de permitir que esta se disipe en su totalidad.

Fijémonos, pues, en la variación de energía libre que tiene lugar durante la respiración. Si dejásemos que se disipara totalmente como calor podríamos medirla con un **calorímetro**, y obtendríamos un valor de 3012 kJ mol⁻¹ (720 kcal mol⁻¹) en las condiciones típicas de la célula. Esto es, la combinación de una sola molécula de glucosa con seis de O₂ libera unos 31,3 eV [véase el recuadro “¿En qué unidades se mide la energía libre?”]; podemos esquematizarlo modificando la ecuación (2) de la siguiente forma:



¿En qué tipo de trabajo *puede* emplear la célula esa energía libre? El más característico es el trabajo químico necesario para formar los miles de glúcidos, proteínas y otras macromoléculas que precisa para crecer y reproducirse. Imaginemos que el proceso —al que en la Unidad 4 denominábamos **anabolismo**— implica la adición de un átomo tras otro a una pequeña molécula sillar, con la sucesiva formación de enlaces. Entonces se requerirá cier-

ta aportación de energía libre para la formación de cada enlace: entre 0,26 y 0,35 eV en condiciones fisiológicas, dependiendo del tipo concreto (glucosídico, peptídico...); podemos aceptar la cifra de 0,3 eV por término medio.

Por consiguiente, los 31,3 eV liberados al combinar una molécula de glucosa con seis de O_2 serían suficientes para formar más de cien enlaces. Pero la energía libre facilitada por una reacción química debe usarse inmediatamente —de lo contrario se disipa en forma de calor—, y resulta altamente improbable que en el instante de la degradación de una molécula de glucosa se “pongan de acuerdo” muchas moléculas diferentes para unirse entre ellas y formar cien enlaces: en general, se formará uno solo. Y eso significaría desperdiciar el 99 por ciento de la energía obtenida de la glucosa.

Una analogía nos ayudará a entender el problema. Supongamos que solo tenemos un billete de cien euros para comprar una barra de pan, y el panadero no tiene cambio. Comprar una sola barra significaría regalar casi todo nuestro dinero; sería más lógico ir al banco y cambiar el billete por otros más pequeños. De igual forma, la molécula de glucosa representa un billete de mucho valor (no económico, sino energético). La pregunta es, entonces: ¿habrá algún modo de “cambiar” la glucosa en “billetes pequeños” o “monedas”, usar los que se precisen para formar enlaces y guardar el resto?

¿En qué unidades se mide la energía libre?

- Si nos atenemos a las convenciones del *Sistema Internacional*, una unidad adecuada para medir la energía libre es el **kilojulio por mol** (kJ mol^{-1}), siendo un kilojulio (1 kJ) igual a mil julios (1000 J).
- Tradicionalmente, sin embargo, la energía libre se ha medido en **kilocalorías por mol** (kcal mol^{-1}). Una **caloría** (cal) es igual a 4,184 J, y una **kilocaloría** (kcal) son mil calorías —esta unidad se corresponde con la famosa “gran caloría” o Caloría (Cal), con mayúscula, que hasta hace no mucho se utilizaba en dietética—, por lo que:

$$1 \text{ kcal mol}^{-1} = 4,184 \text{ kJ mol}^{-1}; \text{ o, a la inversa, } 1 \text{ kJ mol}^{-1} = 0,239 \text{ kcal mol}^{-1}.$$

- A menudo es conveniente referir la energía a moléculas individuales, no a *moles*. Para ello podríamos simplemente dividir el número de kJ mol^{-1} por el número de moléculas que hay en un mol (es decir, por el número de Avogadro: $N_A = 6,022 \times 10^{23}$), pero las cifras obtenidas resultarían muy pequeñas e inmanejables. Es mejor recurrir a unidades como el **electronvoltio** (eV), que es la energía adquirida por un electrón al atravesar una diferencia de potencial de un voltio. Se puede demostrar fácilmente que si un mol de una sustancia tiene una energía de 1 kJ, cada una de sus moléculas tendrá, en promedio, una energía de 0,0104 eV. A la inversa, **1 eV por molécula** corresponde aproximadamente a **96,485 kJ por mol**.

1.4. La química de la fermentación y el ATP

La respuesta se obtuvo al estudiar la **fermentación alcohólica**. Este proceso se conocía desde hacía al menos 8000 años, cuando los sumerios y babilonios aprendieron a utilizar levaduras (*Saccharomyces cerevisiae*) para producir cerveza a partir de zumos de fruta. En su transcurso se originaban unas burbujas, y hace 6000 años los egipcios descubrieron que podían usarlas para hinchar una masa de pan y hacerla más ligera (el vocablo “levadura” deriva de la palabra latina *levis*, que significa “elevar”).

Las burbujas producidas por la levadura recordaban a las que se formaban al hervir agua, por lo que al proceso se le llamó **fermentación** (del latín *fervere*, “hervir”). Lavoisier averiguó que las burbujas encerraban CO_2 , generado cuando la glucosa del mosto de uva se transformaba en etanol:



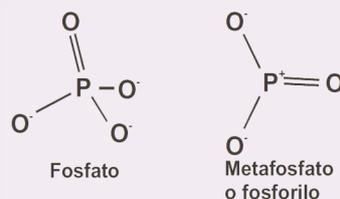
Otro tipo de fermentación de antigua raigambre era la **láctica**, que permitía conservar la leche en forma de yogur o fabricar quesos, pero no producía CO_2 :



En 1905, dos bioquímicos, el inglés Arthur Harden (1865-1940) y el australiano William John Young (1878-1942), añadieron extracto de levadura a una disolución de glucosa para estudiar la fermentación alcohólica, cuyo progreso podían seguir fácilmente por el grado de burbujeo del CO_2 formado. Comprobaron que el burbujeo decrecía al cabo de un rato, pese a que había aún bastante glucosa y las células de levadura podían seguir fermentando. Eso solo podía significar que algún otro nutriente esencial se había agotado. Si se añadían fosfatos inorgánicos se renovaba la actividad fermentadora. Pero luego desaparecía el fosfato inorgánico y, a cambio, se formaba una sustancia fosfatada *orgánica*, hoy llamada **1,6-bisfosfato de fructosa** [véase la ilustración 8.7].

Fosfatos

- El más conocido de entre los compuestos que contienen fósforo es el **ácido fosfórico** (H_3PO_4). Por deshidratación (eliminación de H_2O) se obtiene teóricamente el **ácido metafosfórico**, o HPO_3 (aunque en realidad existe solo como polímero). Si se ionizan por completo se tienen los aniones que muestra la figura adjunta.



- Por condensación de dos moléculas de ácido fosfórico se forma el **ácido pirofosfórico**: $2\text{H}_3\text{PO}_4 \rightarrow \text{H}_4\text{P}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{O}$. Uno o varios de los átomos de hidrógeno de una molécula de ácido fosfórico (o de pirofosfórico) pueden ser sustituidos por otros átomos o grupos de átomos, y de ello resulta un **fosfato** (respectivamente, un **pirofosfato**). Si el sustituto contiene átomos de carbono hablamos de fosfatos y pirofosfatos **orgánicos**; en caso contrario, de fosfatos y pirofosfatos **inorgánicos** (en símbolos, **Pi** y **PPI**, respectivamente).

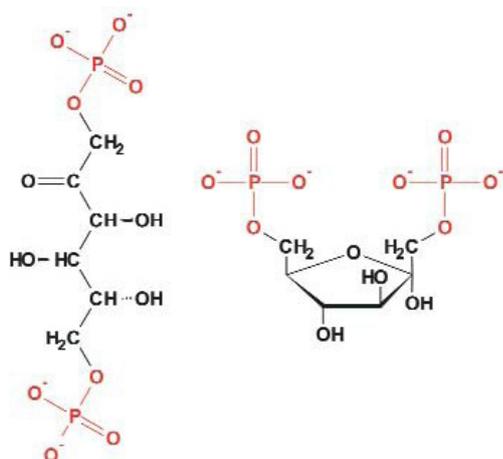
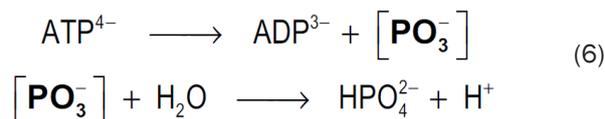
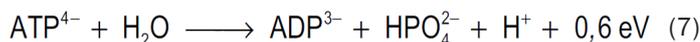


Ilustración 8.7. Fórmulas abierta y cerrada del 1,6-bisfosfato de fructosa (Fuente: ASH).

A partir de entonces se descubrirían por doquier moléculas fosfatadas, dejando claro que el fósforo jugaba un papel clave en el ciclo del carbono. Una de estas moléculas fosfatadas, que se encontró en todo tipo de células, es el **trifosfato de adenosina** o **ATP**. A pH 7 esta molécula se halla casi por completo ionizada como ATP^{4-} [véase la ilustración 8.8] y tiende a ceder un grupo fosforilo $[\text{PO}_3^-]$ al agua, quedando como **difosfato de adenosina (ADP)**:

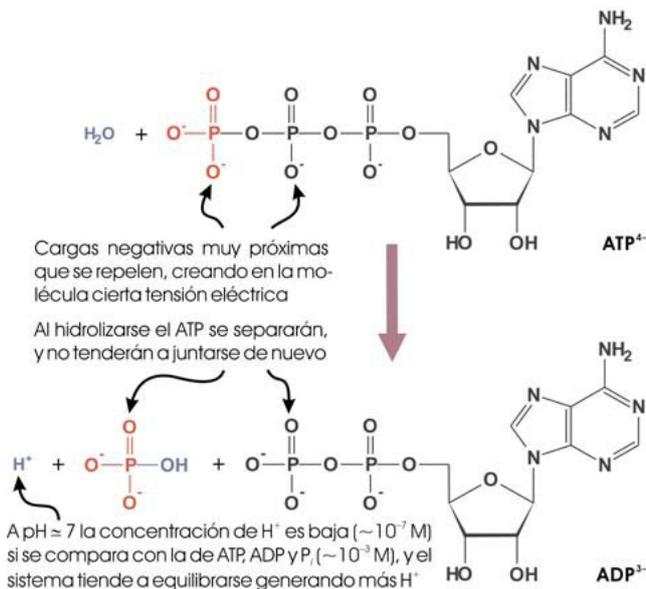


El término entre corchetes indica que el fosforilo en ningún momento aparece libre (en forma de ion metafosfato), sino que se combina inmediatamente con el agua. La reacción global de la hidrólisis del ATP puede, en consecuencia, expresarse mediante la siguiente ecuación:



o, abreviadamente, $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{Pi}$. Como indica la ecuación (7) y explica la ilustración 8.8, esta reacción libera una cantidad de energía que, en las células vivas intactas, es de 57 kJ mol^{-1} por término medio, lo que corresponde a $0,6 \text{ eV}$ por molécula¹, aproximadamente.

Ilustración 8.8. Según la segunda ley de la termodinámica, los procesos tienden a transcurrir en el sentido en el que la energía se dispersa y, por lo tanto, se desprende energía libre. Habremos, pues, explicado por qué la hidrólisis del ATP genera energía libre cuando razonemos por qué la reacción tiende a transcurrir en el sentido indicado por la flecha, y no en el opuesto. En la figura se ofrecen dos de dichas razones (Fuente: ASH).



¿Podrían ser las moléculas de ATP esos “billetes pequeños” o “monedas” que andábamos buscando? Así lo interpretó Fritz Albert Lipmann (1899-1986), el bioquímico estadounidense que en 1941 acuñó la expresión **moneda energética** al referirse al

¹ El valor de $30,5 \text{ kJ mol}^{-1}$ ($7,3 \text{ kcal mol}^{-1}$) que figura habitualmente en los libros de texto solo es válido en condiciones estándar ($25 \text{ }^\circ\text{C}$, 1 atm de presión y concentraciones 1 M de reactivos y productos), que no se corresponden con las halladas en células vivas. Lo mismo ocurre con el valor clásico de la oxidación completa de la glucosa (2870 kJ mol^{-1} , o $686 \text{ kcal mol}^{-1}$), diferente de los 3012 kJ mol^{-1} que aquí aceptamos.

ATP. En efecto, su hidrólisis proporciona la energía adecuada para los 0,3 eV que requieren los enlaces típicos de las proteínas y demás macromoléculas. Lipmann postuló que el ATP cedería su grupo fosforilo, no al agua, sino a moléculasceptoras que se activarían así energéticamente y podrían efectuar los distintos tipos de trabajo propios de las células; luego se regeneraría a partir de ADP, Pi y la energía liberada en la degradación (**catabolismo**) de moléculas como la glucosa —el proceso se denomina **fosforilación** y es la reacción inversa a la 7—, cerrando una especie de “ciclo del fosfato” a nivel celular [véase la ilustración 8.9].

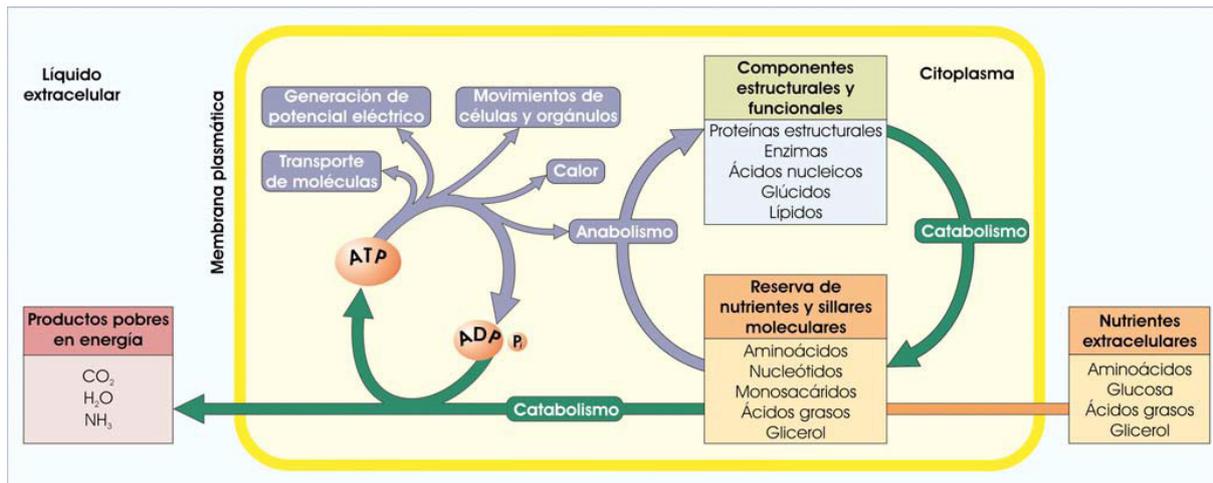
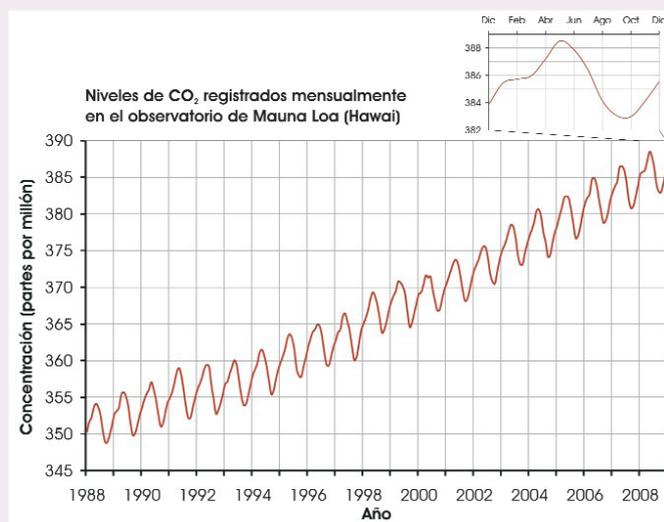


Ilustración 8.9. Lipmann propuso en 1941 que el ATP describiría un ciclo similar al que aquí se muestra (Fuente: ASH).

Actividades

1. Hace 65 millones de años, la caída de un asteroide de diez kilómetros de diámetro en el Golfo de México provocó la extinción de tres de cada cuatro especies vivientes, incluyendo los dinosaurios (solo sobrevivieron sus descendientes, las aves). El impacto debió afectar a algún proceso de la biosfera muy generalizado y muy importante para la supervivencia. Investiga cuál fue.
2. Indaga qué es el **efecto invernadero** y cuál es su origen.



3. Describe y explica la variación en los niveles de CO₂ atmosférico que muestra la figura adjunta.

4. Averigua de donde procede en último término la masa del algodón que hay en buena parte de la ropa que utilizamos. ¿Y la de los combustibles fósiles? ¿De dónde se obtienen las fibras sintéticas (como nylon o poliéster), los fertilizantes y los colorantes? ¿A dónde va a parar todo esto cuando tiramos la ropa para que la incineren?
5. El cociente respiratorio (CR) para las grasas es de aproximadamente 0,7, y para las proteínas es de 0,8, por término medio. ¿A qué podrán deberse estas cifras? Para contestar, calcula el CR de una grasa común, como la tripalmitina ($C_{51}H_{98}O_6$).
6. El CR de una persona sometida a ayuno total es de 1,0 en las primeras 24 horas; en los días siguientes desciende a casi 0,7, para aumentar más tarde a 0,8, a la par que crece la cantidad de nitrógeno en la orina. Propón una explicación.
7. Según ocurre el proceso de fermentación alcohólica, va disminuyendo la cantidad de CO_2 liberado, aun en presencia de glucosa y levadura. Si añadimos fosfatos inorgánicos se renueva la actividad fermentadora y se forma la 1,6-bisfosfato de fructosa. Sugiere una posible explicación a estos datos experimentales.



Recuerda

La biosfera terrestre moviliza anualmente más de 55 Pg de CO_2 , junto a O_2 que fluye en sentido contrario. A escala celular, este **ciclo del carbono** presenta dos ramas:

- La **fotosíntesis** que permite la asimilación de CO_2 en forma de glucosa y otras biomoléculas gracias a la luz solar que actúa en los cloroplastos de las hojas de las plantas.
- La **respiración** ocurre en todas las células (animales y vegetales) y en todo momento, e implica la degradación de moléculas como la glucosa, liberando CO_2 y energía (31,3 eV). En la **fermentación**, por contra, la glucosa solo se degrada parcialmente.

Parte de la energía liberada durante el **catabolismo** (respiración o fermentación) de la glucosa se recupera como ATP, que sirve de “moneda energética” (con un valor de 0,6 eV) e impulsa las reacciones del **anabolismo** y demás formas de trabajo celular.

2. Oxidación de glúcidos

Los trabajos de Harden y Young en 1905 supusieron el comienzo del estudio en profundidad de las fermentaciones, tarea que involucró a centenares de bioquímicos (equipados con altas dosis de paciencia y con instrumentos como los que hoy encontraríamos en un laboratorio escolar) y culminó en la década de 1930 deparando una notable sorpresa: muchas reacciones de la fermentación alcohólica son las *mismas* que las de la láctica, e incluso que las de la respiración. Esta ruta común recibió el nombre de **glucólisis** (del griego *glyky*, “dulce”, y *lysis*, “descomposición”) y también de **ruta de Embden-Meyerhof-Parnas o ruta EMP**, en honor a tres de sus descubridores: los alemanes Gustav Georg Embden (1874-1933) y Otto Fritz Meyerhof (1884-1951) y el polaco Jakub Karol Parnas (1884-1949).

2.1. La glucólisis

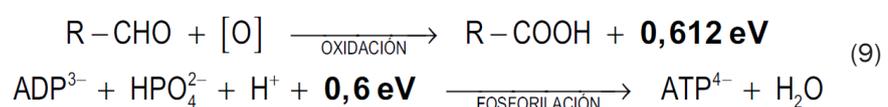
Durante la glucólisis, una molécula de **glucosa** se escinde en dos moléculas de un ácido carboxílico de tres carbonos, el ácido pirúvico; o, más exactamente, de **piruvato**, ya que los ácidos orgánicos están ionizados a pH fisiológico). El proceso transcurre a través de una secuencia de diez reacciones catalizadas por enzimas (denotadas como E_1, E_2, \dots, E_{10}):



Habitualmente, estas enzimas no están “colocadas” en la célula de ninguna forma. El orden con que aparecen en el esquema (8) se debe a que el producto de cada enzima es el sustrato de la siguiente; así, hasta que no actúe E_2 no puede hacerlo E_3 . Pero, salvo contadas excepciones, enzimas y sustratos suelen estar dispersos por el citosol, y solo pueden encontrarse de manera fortuita.

La etapa fundamental de la glucólisis

En la secuencia (8) hay una etapa clave en torno a la cual giran las demás reacciones: la catalizada por las enzimas E_6 y E_7 . En esencia, dicho paso consiste en la adición de un átomo de oxígeno a un grupo **aldehído** (CHO) para formar un grupo **carboxílico** (COOH o, a pH fisiológico, COO^-). Se trata de un proceso de **oxidación**, capaz como tal de liberar energía (piénsese en una combustión, que no es sino un caso particular de oxidación); de hecho, libera algo más de la necesaria para sintetizar un ATP:



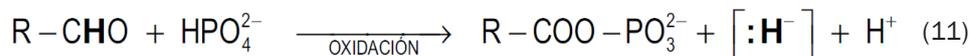
(La R representa el resto de la molécula al que se halla unido el grupo funcional; más adelante nos ocuparemos de su naturaleza). El *secreto de la glucólisis consiste, precisamente, en acoplar una reacción de oxidación a una reacción de fosforilación, de manera que la energía desprendida por la primera se use para “impulsar” a la segunda.*

¿Cómo tiene lugar dicho **acoplamiento**? Para averiguarlo, formulemos la pregunta de otra forma: ¿de dónde sale el oxígeno representado en (9) entre corchetes? Desde luego, no de la molécula de O_2 , ya que la glucólisis puede ocurrir en su ausencia (las fermentaciones son procesos anaerobios, descritos por Pasteur como la *vie sans l'air*). ¿Tal vez del agua? Quizá, podríamos pensar, al disociarse el H_2O para ceder el oxígeno se desprende un H^+ que transfiere la energía a la reacción de fosforilación (la cual, efectivamente, consume un H^+). Por desgracia, los H^+ apenas transportan energía.

La única alternativa viable es un fosfato (HPO_4^{2-}) que, gracias a la energía liberada en la oxidación, se una al grupo aldehído y forme un **compuesto fosforilado de alta energía**, desde el que posteriormente se transfiera un grupo fosforilo al ADP:



En definitiva, y pese a lo que pueda sugerir el nombre, la intervención del oxígeno no es lo más relevante en este ni en ningún otro proceso de oxidación (a menudo, de hecho, está totalmente ausente). La ecuación (10) apunta a que la oxidación consiste en la eliminación de hidrógeno, pero una vez más se trata de una impresión equivocada. Lo realmente esencial de la oxidación es la cesión de **electrones**, estén incluidos o no en átomos de hidrógeno; en el presente caso, se ceden dos electrones en forma de un ion **hidruro**, H^- [véase el recuadro “Procesos de oxidación-reducción” en la página siguiente]:



Ahora bien, ni los electrones ni los iones hidruro pueden vagar libremente por el agua². Es decir, siempre que una sustancia cede electrones (se **oxida**) otra los recoge (se **reduce**); por ello resultará más apropiado hablar de reacciones de **oxidación-reducción** o, abreviadamente, de reacciones **redox**. El receptor de electrones (más precisamente, de iones hidruro) de la glucólisis resulta ser el **dinucleótido de nicotinamida y adenina** (NAD^+), que se reduce con dichos iones hidruro a NADH, tal y como muestra la ilustración 4.11.

² Conviene recordar aquí [véase la Unidad 1] que tampoco los protones H^+ existen de forma aislada en el agua, sino que se unen covalentemente a moléculas de H_2O para formar iones hidronio (H_3O^+). Más aún, los iones hidronio suelen estar solvatados, formando agrupaciones como $H_{15}O_7^+$, o incluso $H_{43}O_{21}^+$.

El proceso completo quedaría, entonces, resumido así:

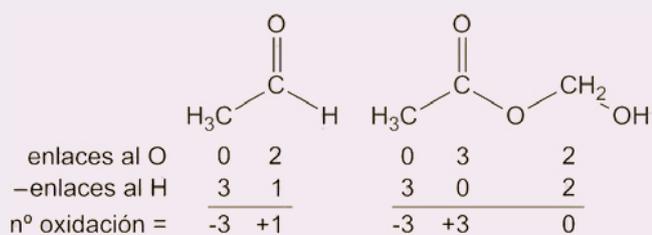


Procesos de oxidación-reducción

Una oxidación-reducción implica la transferencia de **electrones** desde una molécula dadora (el **reductor**) hasta una aceptora (el **oxidante**). Los electrones se pueden transferir de tres formas:

- **Directamente como electrones (e⁻)**. Por ejemplo, en la reacción $\text{Mg} + \text{Cl}_2 \rightarrow \text{Mg}^{2+} + 2\text{Cl}^-$, el magnesio pierde dos electrones (se oxida) y el cloro los gana (se reduce).
- **En forma de átomos de hidrógeno (H)**, con un protón (H⁺) y un electrón (e⁻) cada uno. Así, en la reacción $\text{CO} + 2\text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{OH}$, el CO se reduce porque adquiere dos hidrógenos.
- **Como iones hidruro (:H⁻)**, con un protón y dos electrones: $\text{NaH} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Na}^+ + \text{OH}^- + \text{H}_2$. En las células, los iones hidruro se transfieren a través de las coenzimas NAD⁺ y NADP⁺, que se reducen reversiblemente a NADH y NADPH, respectivamente.

El estado de oxidación de un átomo de carbono se mide por su número de oxidación, que a efectos prácticos es igual al número de enlaces directos a átomos de oxígeno o de nitrógeno menos el número de enlaces directos a átomos de hidrógeno. Se puede comparar el estado de oxidación de dos moléculas sumando los números de oxidación de sus carbonos. Así, el número de oxidación global de los carbonos del acetaldehído (izquierda en la ilustración) es (-3) + (+1) = -2, mientras que el del acetato de hidroximetilo (derecha) es (-3) + (+3) + 0 = 0; como -2 es menor que 0, el acetaldehído será el compuesto menos oxidado de los dos (o el más reducido).



Las fases de la glucólisis

Aún no hemos aclarado cuál es la naturaleza del resto R que aparece en la ecuación (12). La primera molécula que nos viene a la mente es la **glucosa**, puesto que, en su forma abierta, posee un grupo aldehído en el carbono número 1. Ahora bien:

- Si solo se oxidara el carbono 1 de la glucosa quedaría una molécula con casi la totalidad de la energía de la glucosa original disponible. Por eso, la molécula de glucosa debe dividirse previamente en dos **triosas**, cada una con su propio grupo aldehído, de manera que sean dos los carbonos que se oxiden (no puede escindirse más porque la célula tiene grandes dificultades para manejar monosacáridos de menos de tres carbonos).
- Los intermediarios de la glucólisis (las moléculas A, B..., I de la ecuación 8) deben unirse a **grupos fosforilo** que les confieran carga *negativa*, impidiéndoles así atravesar la fuertemente hi-

drofóbica membrana plasmática y escapar de la célula [véase la Unidad 3]. Además, la presencia de cargas negativas facilita la unión de dichos intermediarios a los sitios activos de las enzimas (E_2 , E_3 ...), que contienen restos de aminoácidos con cadenas laterales cargadas positivamente.

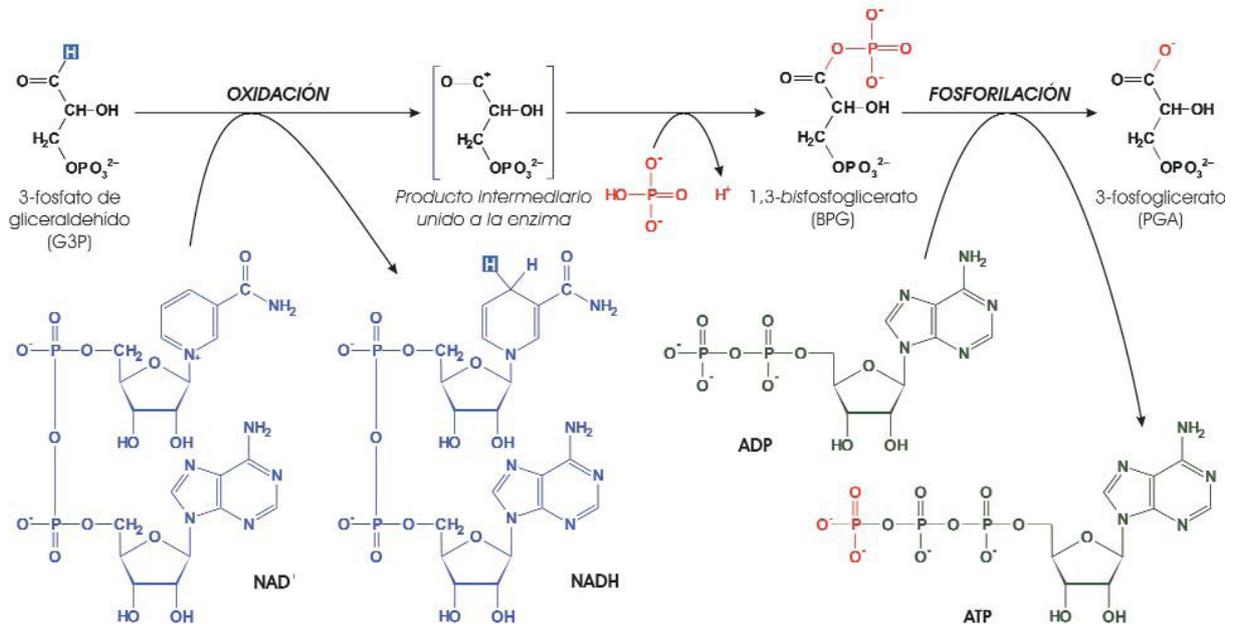


Ilustración 8.10. Etapa clave de la glucólisis. Las reacciones se representan de la forma usual en bioquímica: cuando dos flechas se tocan significa que, por ejemplo, el BPG reacciona con ADP para dar PGA y ATP (Fuente: ASH).

Para satisfacer estas exigencias la glucólisis ha de incluir necesariamente, aparte de la reacción redox y la fosforilación, una serie de pasos que podemos agrupar en dos fases:

- 1. Fase preparatoria**, en la que una molécula de glucosa se transforma en dos triosas fosforiladas. Los dos grupos fosforilo necesarios los suministran sendas moléculas de ATP (que un proceso destinado a fabricar ATP empiece gastándolo puede parecer chocante; pero no más que el cebado de una bomba de agua antes de comenzar a funcionar). Se forma inicialmente una molécula doblemente fosforilada —el 1,6-bisfosfato de fructosa de las fermentaciones [véase el epígrafe 1.4]— que se fracciona en dos unidades de tres carbonos, el **3-fosfato de gliceraldehído** (abreviadamente, G3P) y el **fosfato de dihidroxiacetona** (que se convierte en otra molécula de G3P).
- 2. Fase de rendimiento.** Cada una de las dos moléculas de G3P obtenidas tras la fase preparatoria va a participar en el paso oxidativo central de la glucólisis que figura en la ecuación (12) y en la ilustración 8.10; a su término se habrán formado dos moléculas de ATP, dos de NADH y dos de un ácido carboxílico ionizado, el **3-fosfoglicerato** (PGA).

Ahora deben recuperarse las dos moléculas de ATP invertidas en la fase preparatoria; de otro modo el resultado neto sería la

formación de cero moléculas de ATP. Para lograrlo el grupo fosforilo del PGA se “muda” al carbono 2, que seguidamente se oxida a la par que el carbono 3 se reduce (gracias a la eliminación de H₂O: obsérvese en la ilustración 8.11 el doble enlace entre los carbonos 2 y 3). Tenemos así, de nuevo, un carbono oxidado unido a un grupo fosforilo; es decir, un compuesto fosforilado de alta energía (el **fosfoenolpiruvato**, o PEP). El fosforilo se transfiere entonces desde el PEP al ADP, dejando dos moléculas de **piruvato**.

La ecuación global de la glucólisis, obtenida sumando miembro a miembro todas las reacciones que aparecen en la ilustración 8.11 y anulando los términos comunes a ambos lados de la misma, será:

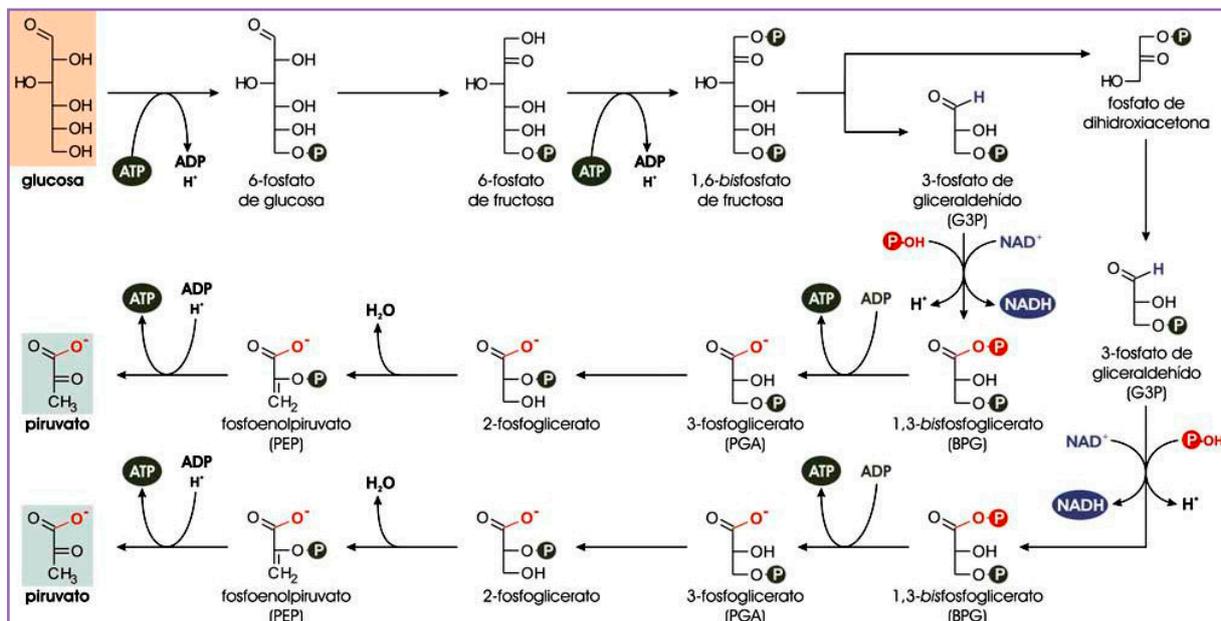
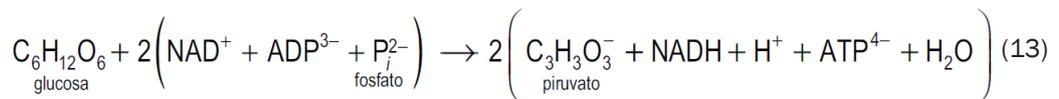


Ilustración 8.11. Esquema de todas las reacciones de la glucólisis. La letra P encerrada en un círculo representa un grupo fosforilo (PO²⁻). (Fuente: ASH).

Flujo de electrones y fosforilación

Antes de dejar la glucólisis conviene que volvamos a fijarnos en su etapa clave, pero desde un punto de vista que nos será útil más adelante. Contemplémosla no como moléculas que reaccionan químicamente, sino como electrones que “caen” a través de una diferencia de potencial eléctrico —del mismo modo que una piedra que se suelta en el aire cae a través de una diferencia de potencial gravitatorio—. Si una sustancia puede existir en dos formas, una oxidada (por ejemplo, NAD⁺) y una reducida (NADH),

OXIDANTE	REDUCTOR	E (mV)
PGA + 2e ⁻	G3P	-606
NADP ⁱ + 2e ⁻	NADPH	-340
NAD ⁺ + 2e ⁻	NADH	-300
FAD + 2e ⁻	FADH ₂	-3
Fe ³⁺ + 1e ⁻	Fe ²⁺ (citocromo b)	+116
Fe ³⁺ + 1e ⁻	Fe ²⁺ (citocromo c)	+260
1/2 O ₂ + 2H ⁺ + 2e ⁻	H ₂ O	+792

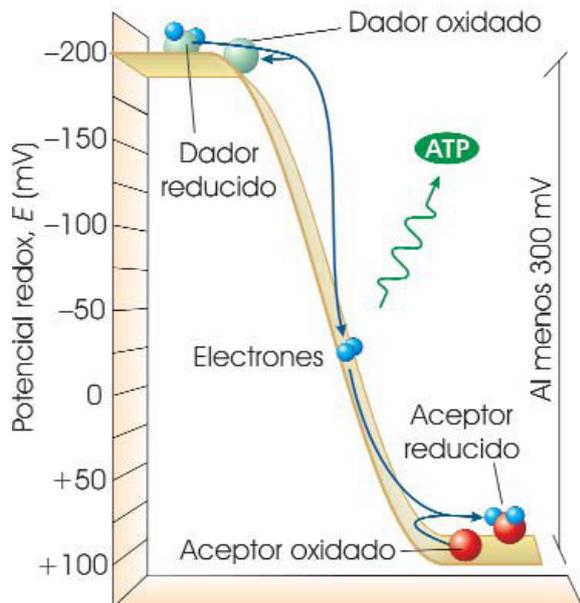


Ilustración 8.12. Arriba: Potenciales redox aproximados (*E*), en condiciones fisiológicas, de algunos pares oxidante/reductor. Abajo: Diferencia de potencial necesaria para sintetizar una molécula de ATP. Por convenio, los potenciales negativos se sitúan arriba. (Fuente: ASH)

es posible medir la tendencia de la primera de ellas a capturar electrones y convertirse en la segunda. Dicha medida recibe el nombre de **potencial de óxido-reducción**, o **potencial redox**, y se expresa en milivoltios (mV). Un potencial redox elevado significa alta afinidad por los electrones, de modo que estos tenderán a “caer” desde las sustancias con un potencial redox más negativo hasta las más positivas.

Ahora bien, cuando se produce dicha “caída” se desprende energía —al igual que la caída de una piedra conlleva la pérdida de energía potencial gravitatoria— que se puede utilizar para realizar trabajo. En la glucólisis el trabajo es de tipo químico, consistente en la síntesis de ATP. Sabemos que para ello se precisan 0,6 eV; por definición de electronvoltio, se libera esa energía cuando un electrón atraviesa una diferencia de potencial de 0,6 V (600 mV), o bien cuando dos electrones transitan por una diferencia de potencial de 300 mV. Como muestra la ilustración 8.12, la diferencia de potencial entre el par NAD⁺/NADH y el par PGA/G3P es de $(-300) - (-606) = 306 \text{ mV} = 0,306 \text{ V}$, con lo cual el flujo de dos electrones entre ellos genera los $2 \times 0,306 = 0,612 \text{ eV}$ de la ecuación (9).

Estas consideraciones son completamente generales. En todas las células, el ATP nace acoplado a la “caída” de dos electrones a través de una diferencia de potencial de, al me-

nos, 300 mV. En lo que difieren unas modalidades de **fosforilación** de otras es en la naturaleza del dador de electrones y en el mecanismo de acoplamiento:

- En la **fosforilación a nivel de sustrato** el dador es un **metabolito** —un sustrato de una reacción enzimática metabólica, como el G3P en la glucólisis—, y el mecanismo de acoplamiento pasa por la formación de un compuesto fosforilado de alta energía (como BPG o PEP) desde el que se transfiere un grupo fosforilo al ADP.
- En la **fosforilación oxidativa** y en la **fotofosforilación** los dadores son derivados de vitaminas, como el NADH y las quinonas, o nutrientes inorgánicos (H₂O, H₂S...). Operan según mecanismos —en conexión con el flujo de iones H⁺ o Na⁺ a través de membranas— que examinaremos más adelante, en esta y en la siguiente Unidad.

2.2. Formación del acetil-CoA y ciclo de Krebs

¿Qué ocurre con el piruvato formado al finalizar la glucólisis? La respuesta depende esencialmente del tipo de célula y de la ausencia o presencia de oxígeno:

- **En condiciones anaeróbicas** (ausencia de oxígeno) el NADH formado durante la glucólisis *reduce* el piruvato, a **etanol** en levaduras (liberando CO_2 en el proceso) y a **lactato** en bacterias como las del yogur [véase, más adelante, la ilustración 8.14]. Culminan así la **fermentación alcohólica** y la **láctica**, compendiadas en las ecuaciones (4) y (5) y catalizadas por unas enzimas denominadas **alcohol deshidrogenasa** y **lactato deshidrogenasa**, respectivamente.
- **En condiciones aeróbicas** (presencia de oxígeno), en cambio, en la mayor parte de las células eucariotas el piruvato se *oxida*, de manera que la glucólisis constituye tan solo la primera etapa de la degradación completa de la glucosa a CO_2 y H_2O (**respiración**).

Podemos ahora reelaborar nuestro esquema del **ciclo del carbono** con la información de que disponemos, y obtendremos algo similar a la ilustración 8.13.

La sencillez de las reacciones que determinan el destino del piruvato en anaerobiosis (fermentaciones) contrasta con la complejidad de su oxidación completa mediante la respiración, proceso que empezó a investigarse mientras aún se indagaba en el mecanismo de las fermentaciones.

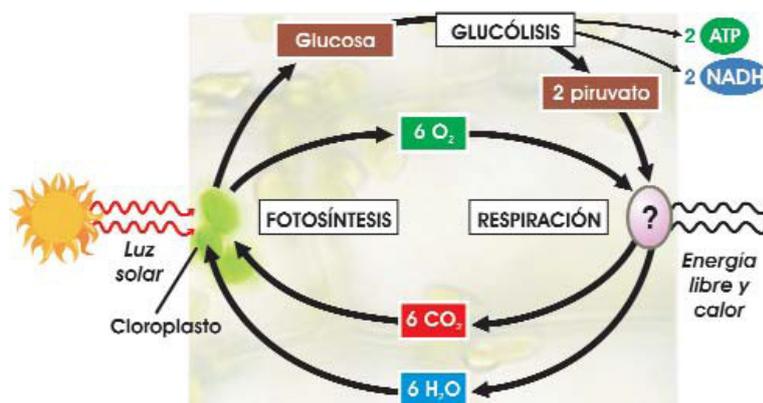


Ilustración 8.13. Nuevo esquema a nivel celular del ciclo del carbono, en el que se incluye la glucólisis como etapa inicial de la oxidación de la glucosa (Fuente: ASH).

Ya en la década de 1910 se había averiguado que las suspensiones de tejidos animales triturados podían oxidar, en *ausencia de oxígeno*, ciertos ácidos orgánicos de las células, como el succinato, el malato o el citrato, transfiriendo electrones a derivados de vitaminas como el NAD^+ o el FAD. Estas observaciones permiten subrayar un hecho absolutamente fundamental: *las sustancias orgánicas no se oxidan combinándose directamente con el oxígeno del aire, sino cediendo electrones a los aceptores apropiados.*

¿Qué papel juega entonces el oxígeno durante la respiración? En la ilustración 8.12 podemos apreciar su peculiar situación como *la sustancia con el potencial redox más positivo de todas*

(es decir, con una afinidad por los electrones muy elevada). Los seres vivos han aprovechado esta propiedad disponiéndolo todo de manera tal que los electrones fluyan “cuesta abajo” desde las sustancias con alto contenido energético hasta el oxígeno; pero en dicho flujo no se aprecian grandes caídas, sino que transcurre a través de pequeños saltos de aceptor en aceptor, hacia potenciales redox progresivamente más positivos. De esta forma la energía se libera gradualmente, y puede recuperarse gracias a los ocasionales saltos con una “altura” de al menos 300 mV (la necesaria para sintetizar ATP).

Esfuerzo muscular, acidosis y agujetas

Pese a ser aeróbicas, las células animales reducen continuamente piruvato a **lactato**, pero al ser el proceso reversible el lactato no se acumula en cantidades apreciables. Sin embargo, durante una actividad física intensa el oxígeno no llega a las células musculares con suficiente rapidez; en consecuencia, el piruvato no puede oxidarse mediante la respiración y los productos finales e intermediarios de la glucólisis tienden a acumularse. Algunos de estos intermediarios inhiben ciertas enzimas de la glucólisis, por lo que un exceso de los mismos podría bloquear el proceso; además, al irse consumiendo el NAD^+ necesario para que se oxide el G3P llegaría a cesar la producción de ATP por la glucólisis. Para evitar esta situación la célula reduce el piruvato a lactato, con lo que se regenera el NAD^+ y la fosforilación puede continuar. Como efecto colateral se acumula lactato, al que más tarde, ya en reposo, el hígado reconvierte a glucosa.

Contrariamente a la creencia popular, esta acumulación de lactato no es la responsable directa de la **acidosis** que se asocia con el ejercicio intenso, ya que dicha molécula es incapaz de liberar protones al medio (su versión no ionizada, el **ácido láctico**, sí lo hace; pero en las células siempre se genera lactato, nunca ácido láctico). Tampoco es responsable de las **agujetas**, tradicionalmente atribuidas a la formación de cristales de lactato que se clavarían como agujas en el músculo: el lactato no cristaliza a la temperatura corporal, y en las biopsias musculares nunca se ha observado lactato cristalizado. Hoy se imputan las agujetas a la rotura de células musculares no preparadas para el sobreesfuerzo, que vierten sustancias (como Ca^{2+} y K^+) capaces de iniciar un proceso inflamatorio que, a su vez, origina el dolor muscular.

Oxidación del piruvato

Así pues, los antes citados ácidos orgánicos (succinato, malato y citrato) no se oxidan directamente por el O_2 ; pero sí lo hacen indirectamente, cediendo electrones a transportadores como el NAD^+ que al final los acarrea hasta el O_2 . En 1937, el bioquímico germano-británico Hans Adolf Krebs (1900-1981) observó que la oxidación de otro ácido orgánico, el piruvato, y el consiguiente consumo de oxígeno, se estimulaban al añadir a extractos de papilla de músculo malato u oxalacetato (con cuatro carbonos cada uno) y otros ácidos como el α -cetoglutarato (de cinco carbonos) o el citrato (de seis). Además, al incubar piruvato y oxalacetato con el extracto se formaba citrato. En resumen:

- El citrato induce el consumo de piruvato, y lo mismo sucede con el oxalacetato.
- El oxalacetato más el piruvato regeneran el citrato.

Krebs razonó que el piruvato se degrada a CO_2 en un proceso *cíclico*, cuyo primer paso sería su unión (o la de algún derivado suyo) con oxalacetato para formar citrato. Dicho ácido iría perdiendo átomos de carbono en forma de CO_2 , transformándose así en los restantes ácidos, hasta regenerar el oxalacetato gastado. No habría, pues, producción ni consumo neto de oxalacetato ni de ningún otro intermediario, y cada uno de ellos sería el sustrato para la formación del siguiente; de ahí el carácter de *ciclo catalítico*, al que Krebs denominó **ciclo del ácido cítrico** (la forma no ionizada del citrato), y que hoy, en su honor, se conoce como ciclo de Krebs. Dado que en un principio no estaba claro si el primer producto que se formaba en el proceso era el ácido cítrico o algún otro ácido tricarbóxico (es decir, con tres grupos carboxilo), recibió también el nombre de **ciclo del ácido tricarbóxico** (abreviadamente, **ciclo TCA**, por sus iniciales en inglés), denominación que aún perdura.

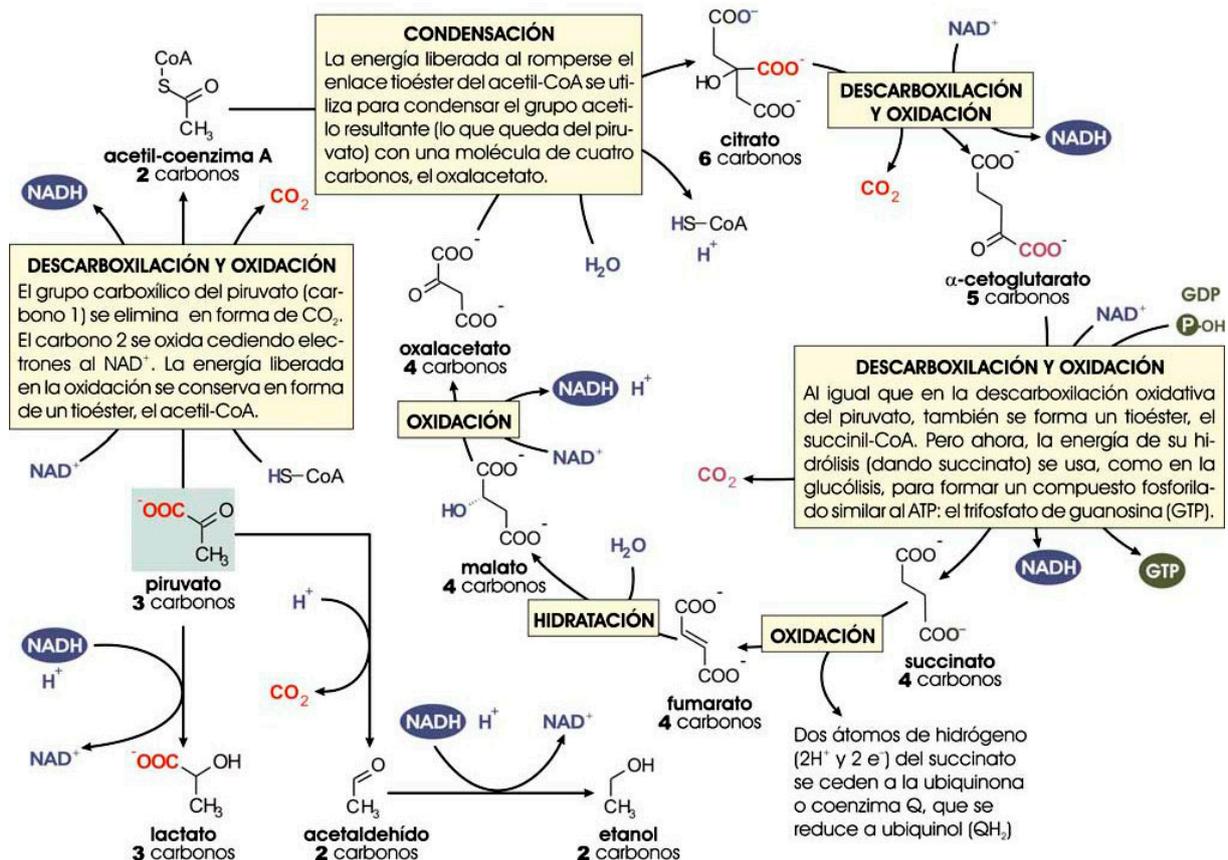


Ilustración 8.14. El piruvato formado en la glucólisis puede seguir dos caminos: oxidarse por el ciclo de Krebs (flechas negras) o reducirse durante las fermentaciones alcohólica y láctica (flechas verde azuladas). (Fuente: ASH).

Formación de acetil-CoA

Aunque Krebs anunció sus conclusiones en 1937, hasta más de diez años después no se estableció la relación existente entre la glucólisis y el ciclo de Krebs. A ello contribuyó el bioquímico hispano-estadounidense Severo Ochoa de Albornoz (1905-1993), quien averiguó que el piruvato se oxida a acetato perdiendo un átomo de carbono en forma de CO₂. Este proceso, llamado **des-carboxilación oxidativa** y representado a la izquierda en la ilustración 8.14, está catalizado por el complejo multienzimático de la **deshidrogenasa del piruvato**.

En realidad, dada la proverbial torpeza de la célula para manejar moléculas de menos de tres carbonos, el acetato no se presenta de forma aislada, sino unido a la **coenzima A**. Según enseña la ilustración 8.15, este transportador de grupos acilo, designado abreviadamente por CoA o CoA-SH, contiene en su estructura **ácido pantoténico** —también conocido como **vitamina B₅**— que, como su propio nombre indica (pan significa “por todas partes”), se ha encontrado en las células de todos los organismos, razón por la cual no se conocen enfermedades por carencia de esta vitamina. El acetato se une a la CoA a través de un **enlace tioéster** y forma **acetil-CoA**:

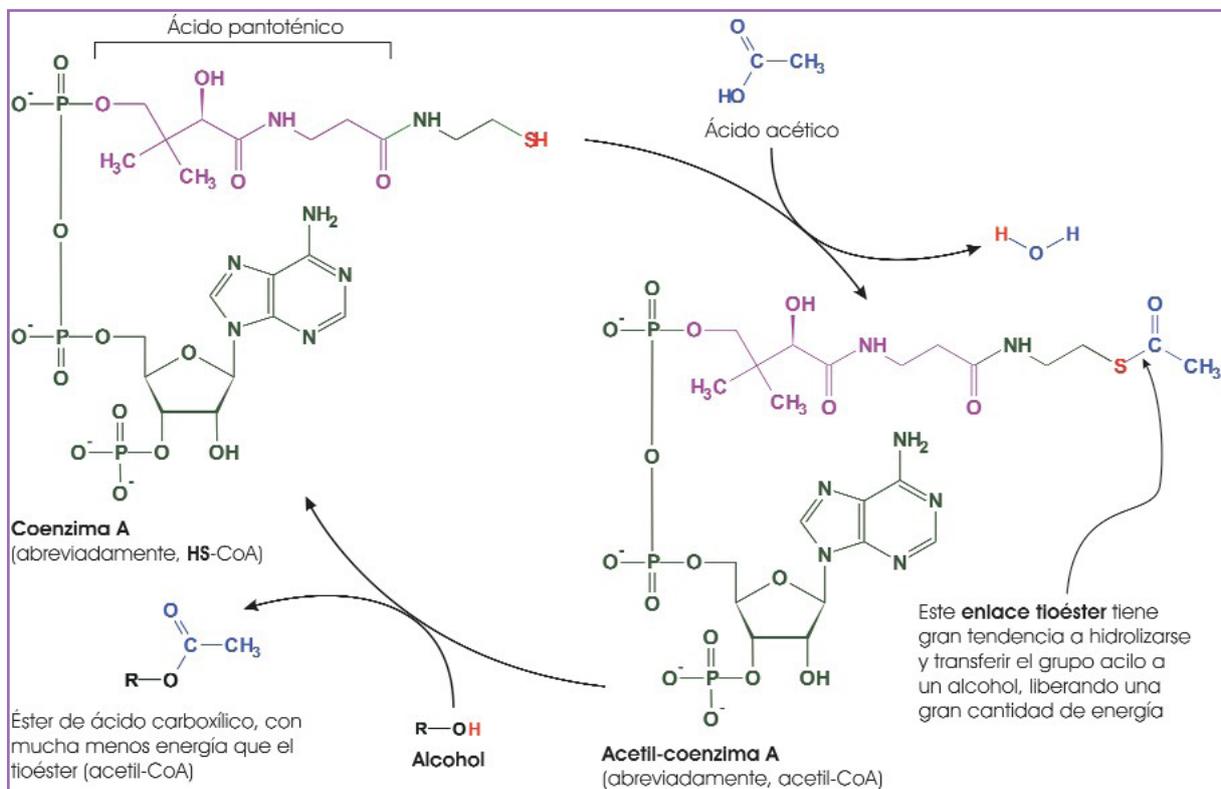
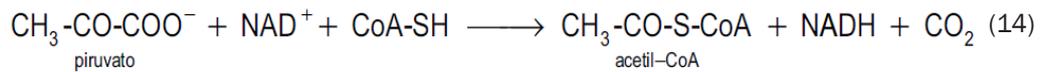


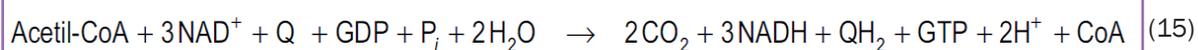
Ilustración 8.15. Papel de la coenzima A en el transporte de grupos acilo. Compárese la estructura real del acetil-CoA con la que aparece esquematizada en la ilustración 8.14. (Fuente: ASH).

Rendimiento del ciclo de Krebs

La hidrólisis del enlace tioéster libera energía suficiente como para dirigir la formación de ATP. En el presente caso, sin embargo, se emplea para condensar acetil-CoA con oxalacetato y formar citrato [véase, de nuevo, la ilustración 8.14]. Comienza así el ciclo de Krebs, en cada vuelta del cual se suceden los siguientes hechos:

- Entran dos átomos de carbono relativamente reducidos (del acetil-CoA) y salen dos átomos de carbono muy oxidados (en forma de CO_2). Para ser precisos, los dos átomos de carbono del acetil-CoA no abandonan el ciclo en la misma vuelta en la que ingresan: uno lo hace en la siguiente vuelta, y el otro en las sucesivas.
- Se ceden tres pares de electrones en forma de iones hidruro al NAD^+ (en ocasiones al NADP^+), generándose tres moléculas de NADH, pero solo dos protones H^+ .
- Un cuarto par de electrones se transfiere, a través de un sistema enzimático conocido como **complejo II** —en el que intervienen transportadores como el **FAD**—, hasta una molécula lipídica denominada **ubiquinona** (Q), reduciéndola a **ubiquinol** (QH_2).
- Una de las oxidaciones se acopla a un proceso de fosforilación a nivel de sustrato en el que se forma ATP o una molécula afín al ATP, el **trifosfato de guanosina (GTP)**, a partir de difosfato de guanosina (GDP) y fosfato inorgánico (Pi). Esta molécula puede ceder su grupo fosforilo a una molécula de ADP, formándose ATP.
- Entran dos moléculas de H_2O , en reacciones de condensación y de hidratación, respectivamente.

El resultado global del ciclo de Krebs se puede resumir en la siguiente ecuación:



3. Catabolismo de los lípidos y otras biomoléculas

Hemos afirmado anteriormente que durante el ciclo de Krebs ni se produce ni se consume de forma neta ninguno de los intermediarios, pero se trata de una verdad a medias. Los intermediarios pueden desaparecer porque casi todos ellos sirven de precursores para la biosíntesis de ciertos sillares moleculares. Por ejemplo, varios aminoácidos derivan del α -cetoglutarato, del succinato o del oxalacetato, y la molécula de clorofila proviene en buena medida del succinil-CoA; el propio acetil-CoA constituye la materia prima para la biosíntesis de los ácidos grasos. Decimos por ello que el ciclo de Krebs es una **ruta anfibólica** (del griego *amphi*, “ambos”), ya que interviene tanto en procesos catabólicos como anabólicos. Lógicamente, los intermediarios que se consumen han de reponerse, o el ciclo dejaría de operar. De ello se encargan ciertos procesos “de relleno” conocidos como **reacciones anapleróticas**.

Pero para reponer el acetil-CoA no se necesita ninguna reacción anaplerótica, ya que esta molécula se produce continuamente al ser el punto en el que convergen multitud de procesos catabólicos. Así:

- Los **aminoácidos de las proteínas** pueden degradarse separando previamente el nitrógeno (que puede ser reutilizado o eliminado en forma de amoníaco, urea o ácido úrico) y transformando el esqueleto carbonado en acetil-CoA.
- Los **polisacáridos de reserva**, como el almidón (en las plantas) o el glucógeno (en los músculos y en el hígado de los animales) se hidrolizan rindiendo monosacáridos como la glucosa que, como sabemos, se oxidan a acetil-CoA.
- La digestión de **triacilgliceroles**, como las grasas, libera glicerol y ácidos grasos. El primero se fosforila y se oxida a fosfato de dihidroxiacetona, un intermediario de la glucólisis; pero los ácidos grasos se degradan, una vez más, a acetil-CoA.

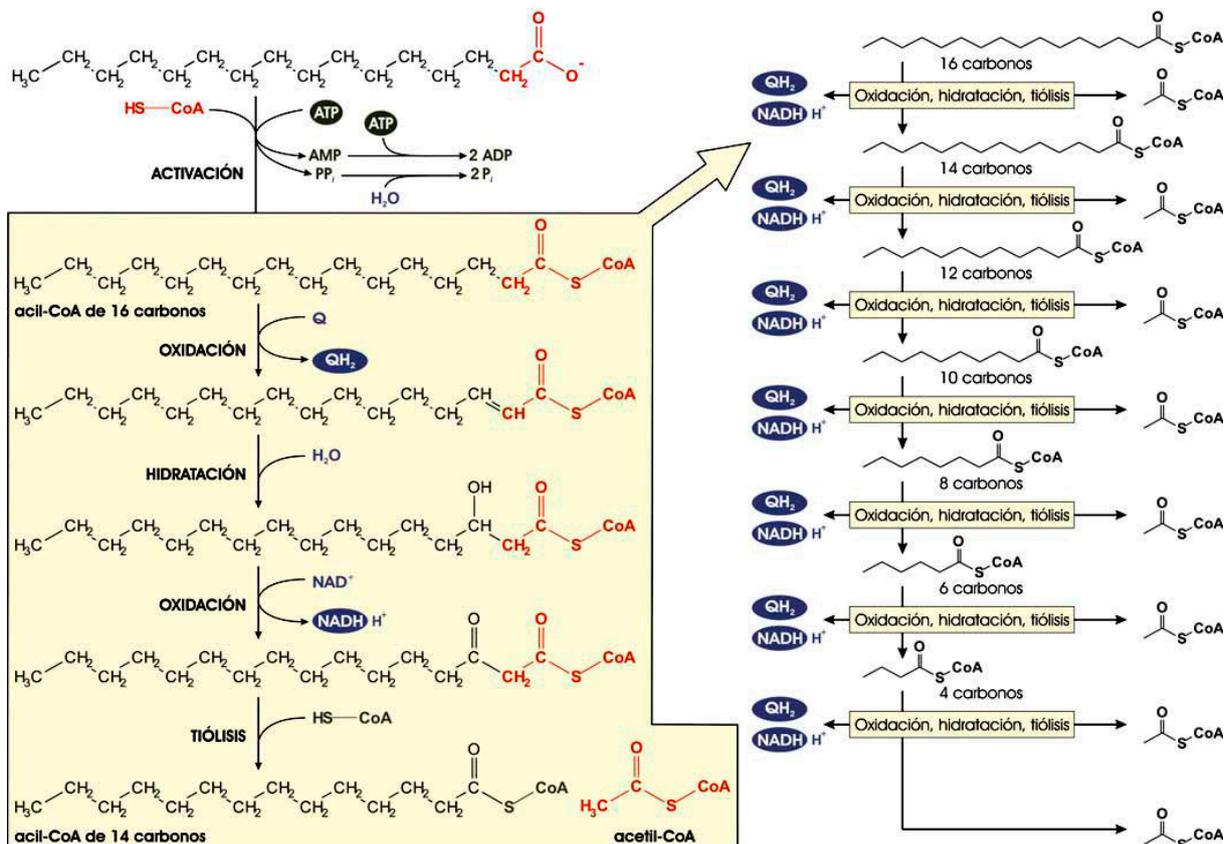
Oxidación de los ácidos grasos

Los ácidos grasos son la principal fuente de energía para muchos tejidos, en particular el cardíaco. La oxidación de las grasas suele ser cuantitativamente más importante que la de la glucosa como fuente de ATP, debido a que estas moléculas están a la vez *reducidas* y *deshidratadas*.

El proceso de degradación de los ácidos grasos, descrito inicialmente en 1904 por el científico alemán Georg Franz Knoop (1875-1946), consta de las siguientes etapas:

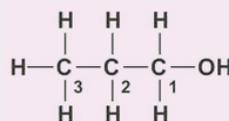
- Activación del ácido graso.** Antes de su oxidación, el ácido graso debe ligarse a la coenzima A para formar el **acil-CoA** correspondiente. Este proceso consume gran cantidad de energía, más de la que puede suministrar la hidrólisis ordinaria de una molécula de ATP. De hecho, el ATP se hidroliza, tal y como se muestra en la parte superior izquierda de la ilustración 8.16; pero lo hace separando una molécula de **pirofosfato** o **PPi** (con dos átomos de fósforo) y dejando una molécula de **monofosfato de adenosina (AMP)**. Posteriormente, el PPi se hidrolizará en dos moléculas de fosfato (Pi), proceso que también libera energía; a su vez, otra molécula de ATP transfiere su grupo fosforilo al AMP, formándose dos moléculas de ADP. En conjunto, todo transcurre como si se hubieran hidrolizado dos moléculas de ATP por la vía ordinaria.
- β-oxidación.** Seguidamente, el acil-CoA experimenta un ciclo tras otro de β-oxidación (representados mediante recuadros en la ilustración 8.16) durante el cual los ácidos grasos se degradan a base de separar fragmentos de dos carbonos; esta ruptura tiene lugar tras la oxidación del carbono β (esto es, el segundo carbono tras el del grupo carboxilato). En cada paso se acorta por eliminación de un acetil-CoA, a la vez que dos electrones se transfieren al NAD⁺ para dar NADH y otros dos a la ubiquinona o coenzima Q —a través de las llamadas **flavo-proteínas transferidoras de electrones (ETF)**, que contienen FAD como grupo prostético— para dar ubiquinol (QH₂). Al final, si el ácido graso de partida tenía n átomos de carbono, se habrá transformado en n/2 moléculas de acetil-CoA.

Ilustración 8.16. Esquema de la β-oxidación de un ácido graso, el ácido palmítico. El conjunto de reacciones representado en el recuadro de la izquierda se repite en cada recuadro de la derecha (Fuente: ASH).

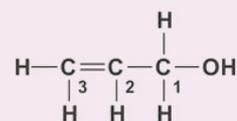


Actividades

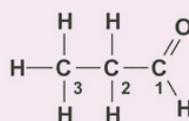
8. Una joven de 20 años y 60 kg precisa consumir cada día unos 9200 kJ (2200 kcal) en alimentos. Calcula cuánto ATP (masa molecular = 503 u) fabrica diariamente si para ello emplea el 50 % de esa energía (el resto se disipa en forma de calor).
9. Pese a lo dicho en la actividad anterior, el peso corporal de la joven no aumenta significativamente a lo largo del día. Además, la cantidad total de ATP de su cuerpo está en todo momento comprendida entre 70 y 100 g. ¿Cómo es posible esto?
10. Compara el estado de oxidación de las moléculas que aparecen en la ilustración adjunta.
11. Escribe las ecuaciones globales de las fermentaciones alcohólica y láctica.
12. Por cada mol de glucosa fermentado a etanol y CO_2 se liberan 252 kJ, y por cada mol fermentado a lactato se liberan 232 kJ. ¿Qué porcentaje de la energía libre de la glucosa queda “retenida” en los productos finales de la fermentación?
13. ¿Cuál es el rendimiento de las fermentaciones alcohólica y láctica (esto es, el porcentaje de la energía liberada que se aprovecha como ATP)?
14. Si se incubaba un homogeneizado de levadura en presencia de cantidades suficientes de glucosa, ADP, Pi y NAD^+ , se observa que no se produce burbujeo (fermentación alcohólica) a menos que también se añada algo de ATP. ¿Por qué?
15. Propón una hipótesis sobre el origen de la **acidosis** citada en el recuadro “Esfuerzo muscular, acidosis y agujetas” (intenta relacionarla con la hidrólisis del ATP).
16. ¿Cuántos ATP podrían obtenerse a partir de la oxidación del NADH por el O_2 ?
17. ¿Cuál es el resultado neto (hasta ahora) de la oxidación de la glucosa?
18. La molécula de glucosa contiene seis átomos de oxígeno. ¿Cómo es posible que se oxide a seis moléculas de CO_2 , que contienen un total de doce átomos de oxígeno, si en el proceso no ha intervenido el O_2 ? ¿En qué sentido marca este hecho la diferencia entre respiración y combustión?
19. 1 g de grasa libera 39 kJ de energía, más del doble que 1 g de glucógeno seco (17 kJ). Pero el glucógeno se halla extensamente hidratado: cada gramo de glucógeno se une a 2 g de agua. ¿Cuál será entonces el rendimiento real relativo de ambos?
20. Teniendo en cuenta que el acetil-CoA se degrada a CO_2 , calcula el rendimiento de la β -oxidación del ácido palmítico que se muestra en la ilustración 8.16.



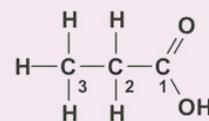
Propan-1-ol



2-propen-1-ol



Propanal



Ácido propanoico



Recuerda

- En el citosol de las células la glucosa se transforma en piruvato gracias a la **glucólisis**, proceso en el que se reducen dos moléculas de NAD^+ a NADH y se forman dos moléculas de ATP mediante **fosforilación a nivel de sustrato**.
- En condiciones anaerobias el piruvato puede reducirse a etanol y CO_2 o a lactato (fermentación alcohólica y láctica, respectivamente), pero en condiciones aerobias se oxida y descarboxila convirtiéndose en acetil-CoA; este se oxida a CO_2 en el ciclo de Krebs, dando NADH , QH_2 y GTP.
- La β -oxidación de los ácidos grasos también proporciona acetil-CoA, NADH , y QH_2 . El acetil-CoA, a su vez, se oxida por completo en el ciclo de Krebs.

4. La conexión entre el ciclo del carbono y el oxígeno

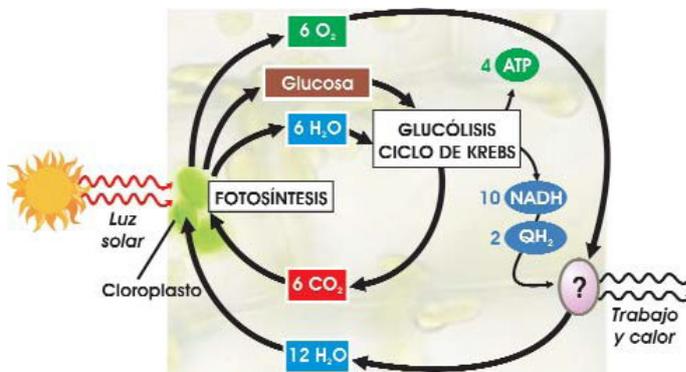


Ilustración 8.17. Nuevo esquema del ciclo del carbono. Se ha aumentado el número de moléculas de H_2O a uno y otro lado del ciclo para explicar el origen del oxígeno del CO_2 (Fuente: ASH).

La ilustración 8.17 muestra sucintamente lo que hemos estudiado por el momento de la parte respiratoria del ciclo del carbono. Hemos averiguado que la degradación de la glucosa a CO_2 no está directamente relacionada con el consumo de O_2 y que probablemente el O_2 sea el pozo en el que vierten sus electrones el NADH y los otros transportadores. Pero aún no sabemos nada acerca de cómo y dónde ocurre, ni de cómo se aprovecha la energía liberada en esa larga “caída” de electrones. Ha llegado la hora, pues, de que desvelemos qué se esconde tras ese persistente y molesto signo de interrogación de la figura.

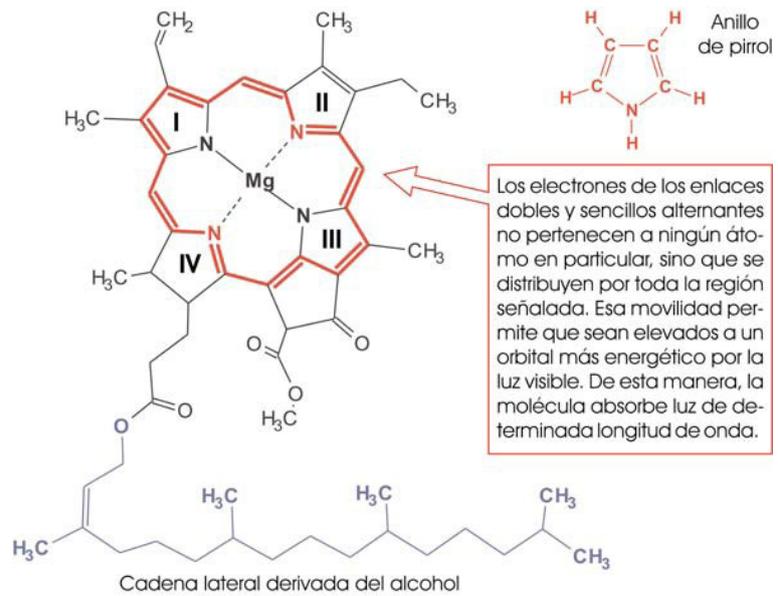
4.1. Otros elementos en el ciclo del carbono

Justo un año después de descubrirse la participación del fósforo en el ciclo del carbono empezó a hacerse patente que había otros elementos que también jugaban un papel destacado. El químico alemán Richard Martin Willstätter (1872-1942) descubrió que la **clorofila**, la molécula clave de la otra mitad del ciclo, contenía un elemento que jamás había sido encontrado en la materia viva: el **magnesio**. También comprobó que la estructura de esta molécula incluía anillos pentagonales llamados **pirroles**.

La investigación se completó en gran medida en 1930, año en el que se observó que los anillos de pirrol se organizan como en el **grupo hemo** de la hemoglobina [véase la ilustración 3.11]: en un “anillo de anillos”, la **porfirina** (del griego *porphyrā*, “tinte púrpura”), que posee la propiedad de absorber luz a ciertas longitudes de onda y reflejar las restantes —que serían, pues, las responsables de su color—. La porfirina posee un **sistema conjugado**, lo que significa que alternan los enlaces sencillos y dobles [véase la ilustración 8.18 en la página siguiente].

Todos los **pigmentos**, sintéticos o naturales, incluyen un sistema conjugado, que requiere relativamente poca energía para excitar los electrones y enviarlos a un nivel energético superior. Los distintos pigmentos pueden identificarse porque cada uno de ellos absorbe luz a unas longitudes de onda características (bandas de absorción), que se pueden registrar fácilmente mediante el instrumento llamado **espectroscopio**.

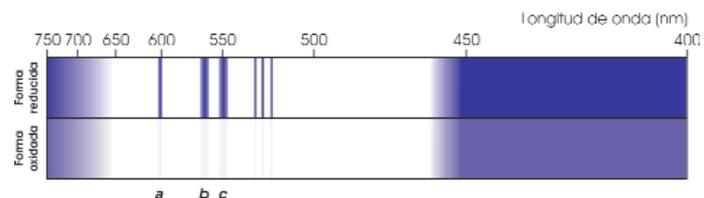
Ilustración 8.18. Estructura de la molécula de clorofila *a* y localización de sus funciones. Se muestra asimismo un anillo de pirrol (obsérvese que en la molécula de clorofila hay cuatro de tales anillos, numerados como I, II, III y IV, que enlazan con el Mg^{2+} , formando el gran anillo de porfirina). (Fuente: ASH).



En 1923, el entomólogo polaco-británico David Keilin (1887-1963) descubrió en los músculos de los insectos, en la levadura y en plantas unas proteínas coloreadas a las que llamó **citocromos**, que poseían como grupo prostético anillos de porfirina. Pero, en lugar de magnesio, tenían un átomo de **hierro** capaz de capturar un electrón de una molécula dadora, pasando del estado férrico (Fe^{3+}) al ferroso (Fe^{2+}), y de cederlo a otra molécula aceptora, experimentando la transición opuesta. En otras palabras, podía reducirse y oxidarse.

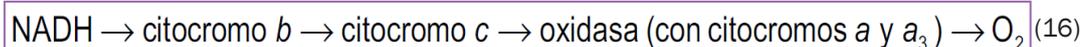
Keilin identificó, por sus bandas de absorción en estado reducido, tres tipos de citocromos, a los que llamó *a*, *b*, y *c* (al poco tiempo observó otro tipo algo diferente del *a*, al que llamó citocromo a_3). También comprobó que las bandas de absorción se desvanecían al airear una suspensión de levadura fresca, pero reaparecían a los pocos segundos [véase la ilustración 8.19] lo que se interpretó como que los citocromos cedían sus electrones al oxígeno, oxidándose (momento en el que desaparecían las bandas de absorción), y luego se reducían con los electrones aportados por alguna sustancia.

Ilustración 8.19. Los citocromos *a*, *b* y *c* presentan bandas de absorción características (Fuente: ASH).



¿De qué sustancia se trataba? Keilin apostó por lo que llamó “hidrógeno activado”, es decir, el NADH u otros transportadores, que pueden formarse en ausencia de oxígeno. La enzima que transfiere electrones desde los citocromos al oxígeno es la denominada **citocromo oxidasa**; según se pudo averiguar, tiene átomos de cobre capaces de pasar del estado oxidado (Cu^{2+}) al reducido (Cu^+) y contiene los citocromos *a* y a_3 (que, recordémoslo, poseen átomos de hierro).

Keilin comprobó asimismo que, al suministrar determinado veneno, la banda de absorción del citocromo *b* no desaparecía en presencia de oxígeno, pero sí las de los citocromos *a*, *a₃* y *c*. Esto solo podía significar que el citocromo *b* es el que cede electrones a los restantes, y que el veneno impedía esa cesión. El citocromo *b*, por tanto, debía ser uno de los primeros eslabones de una cadena de transporte de electrones desde el NADH hasta el oxígeno, a la que se llamó **cadena respiratoria**:



4.2. Las mitocondrias

En la actividad 16 llegamos a la conclusión de que si el NADH cedía electrones al O₂ liberaría energía suficiente para sintetizar varias moléculas de ATP. Pero sabemos también que dicha energía no se puede recuperar en forma de ATP a menos que los electrones “caigan” dando pequeños saltos, y no bruscamente. En 1939 se averiguó que esos saltos intermedios transcurrían, probablemente, a través de la cadena respiratoria.

Esta **fosforilación oxidativa** —como se la llamó para distinguirla de la fosforilación a nivel del sustrato— era muy sensible a la presión osmótica del medio, lo que sugirió que se producía en un orgánulo rodeado por una membrana. Muchos años atrás, en 1857, el fisiólogo y anatomista suizo Rudolph Albert von Kölliker (1817-1905) había descubierto los orgánulos hoy llamados **mitocondrias** (del griego *mito*, “hilo”, y *khondro*, “cartílago”). Décadas después seguía sin conocerse su función. ¿Podría ser una mitocondria el famoso interrogante de la ilustración 8.17?

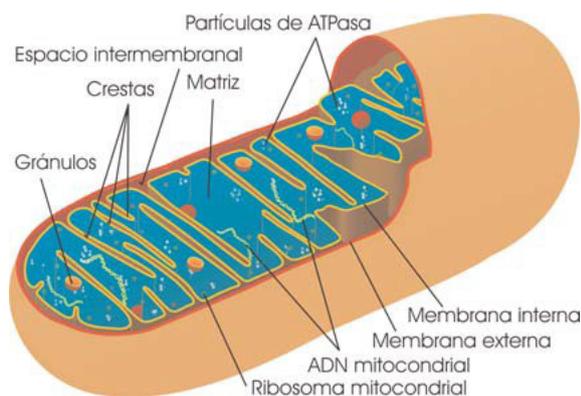


Ilustración 8.20. Esquema de la estructura de una mitocondria (Fuente: <http://commons.wikimedia.org/wiki>).

En 1948, los bioquímicos estadounidenses Eugene Patrick Kennedy (n. 1919) y Albert Lester Lehninger (1917-1986) aislaron y suspendieron mitocondrias en un medio con fosfatos y observaron que se producía la oxidación del piruvato a expensas del oxígeno molecular, así como ATP. En cambio, nada de esto se producía en el citosol ni en el núcleo. También descubrieron que *la mitocondria es el lugar donde ocurre no solo la fosforilación oxidativa, sino la descarboxilación oxidativa del piruvato, el ciclo de Krebs y la β-oxidación de los ácidos grasos (excepto su etapa de activación, que tiene lugar en el citosol)*.

Las mitocondrias son orgánulos con un tamaño semejante al de células procarióticas, y su forma puede ser desde abastionada hasta casi esférica gracias a la plasticidad de su membrana. Se encuentran en la mayor parte de células eucariotas. Su número es muy variable dependiendo del tamaño y tipo de la célula: una célula hepática contiene alrededor de mil mitocondrias, mientras que una célula de levadura tiene tan solo dos. En 1952, el bio-

El rumano George Emil Palade (1912-2008) averiguó, gracias al microscopio electrónico, que las mitocondrias están rodeadas por una doble membrana:

- Una **membrana mitocondrial externa**, que posee una estructura similar a la de la membrana plasmática, pero más permeable y menos rígida porque carece de esteroides. También tiene proteínas en forma de canal, llamadas **porinas mitocondriales** o **VDAC** (canales **aniónicos dependientes del voltaje**), que permiten el paso de iones, fosfato, ATP, polipéptidos y metabolitos como el piruvato.
- Un sistema de **membranas internas** plegadas llamadas **crestas mitocondriales**. Estas membranas internas albergan los componentes de la cadena respiratoria y las enzimas que participan en la producción de ATP, así como los transportadores de metabolitos entre la mitocondria y el citosol.

El interior de la mitocondria o **matriz** contiene la deshidrogenasa del piruvato y todas las enzimas responsables del ciclo de Krebs (excepto dos que se localizan en la membrana interna, aunque su centro activo está orientado hacia la matriz). También incluye moléculas como el acetil-CoA, el NADH y las enzimas responsables de la β -oxidación de los ácidos grasos.

4.3. La cadena respiratoria

A partir del descubrimiento de la función de las mitocondrias se empezaron a conocer más y más detalles sobre la cadena respiratoria insertada en su membrana interna. En primer lugar, se identificaron la mayor parte de sus componentes:

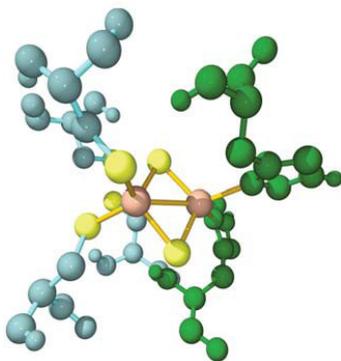


Ilustración 8.21. Centro Rieske unido a aminoácidos (azul y verde). Los átomos de azufre están en amarillo, y los de hierro en color salmón (Fuente: ASH).

- **NAD** (dinucleótido de nicotinamida y adenina), **FAD** (dinucleótido de flavina y adenina) y **FMN** (mononucleótido de flavina). Estas conocidas moléculas transportadoras no solo suministran electrones a la cadena respiratoria, sino que también se asocian a proteínas de la membrana interna y actúan como transportadores intermediarios de electrones.
- **Citocromos**. A los citocromos clásicos (*a*, *a₃*, *b* y *c*) se les unieron pronto otros que se iban descubriendo a medida que se perfeccionaban las técnicas. Así, se observó en 1955 que la banda de absorción inicialmente adscrita al citocromo *c* derivaba, en realidad, de dos componentes: uno el citocromo *c* propiamente dicho, y otro una molécula a la que se denominó citocromo *c₁*.
- **Centros ferrosulfurados** (o **centros FeS**). Se trata de grupos prostéticos sin anillo de porfirina, formados por átomos de hierro unidos a átomos de azufre inorgánico y a otros átomos de azufre de las cadenas laterales de los aminoácidos de la proteína a la que pertenecen. Con una excepción, estos centros actúan siempre transfiriendo electrones —a través de sus

átomos de hierro, que experimentan transiciones $\text{Fe}^{3+} / \text{Fe}^{2+}$ — desde el FAD o el FMN (que a su vez los recoge del NAD o de intermediarios del ciclo de Krebs o de la β - oxidación) hasta la ubiquinona. La excepción es el llamado **centro Rieske**, que “trabaja” junto a los citocromos *b* y c_1 [véase la ilustración 8.21].

- **Ubiquinona o coenzima Q.** Es el único transportador de electrones que no forma parte de proteínas, y se mueve con libertad por la bicapa fosfolipídica de la membrana interna mitocondrial. Como se ha mencionado con anterioridad, la ubiquinona (Q) acepta dos electrones y dos protones, convirtiéndose en su forma reducida **ubiquinol** (QH_2), y luego los cede y se oxida de nuevo [véase la ilustración 8.22].

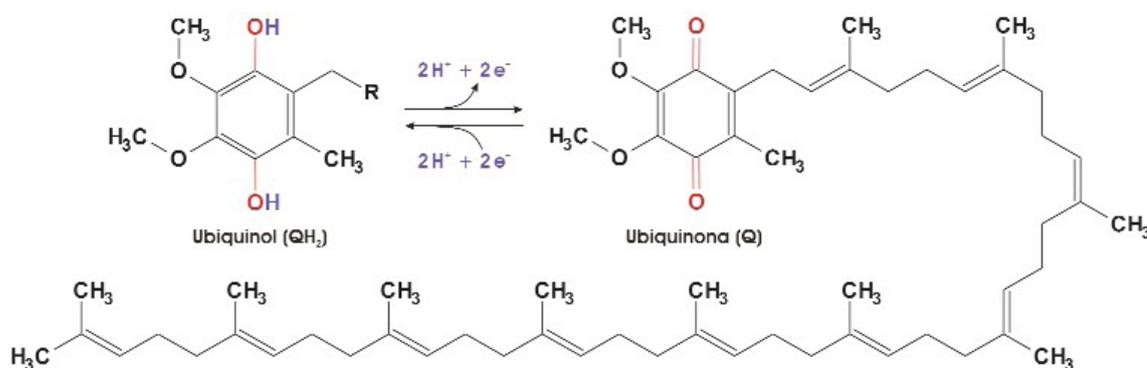


Ilustración 8.22. La coenzima Q en su forma reducida (ubiquinol) y oxidada (ubiquinona). La larga cola hidrocabónica (representada en el ubiquinol por una R) es la responsable de que la molécula sea soluble en la bicapa fosfolipídica de la membrana mitocondrial interna (Fuente: ASH).

Al mismo tiempo se iba haciendo patente que todos estos transportadores de electrones no se encontraban aislados en la membrana interna mitocondrial, sino que formaban agrupaciones a las que se denominó **complejos I, II, III y IV** (este último se correspondía con la **citocromo oxidasa**). Los únicos miembros de la cadena respiratoria que no formaban parte de estos complejos, al menos no de forma permanente, eran la coenzima Q (que se difundía por la bicapa lipídica) y el citocromo c (que se halla en el espacio intermembranal transportando electrones desde el complejo III hasta el IV). En la ilustración 8.23 se muestra la composición de estos complejos y sus “entradas” y “salidas” de electrones.

De fundamental importancia es un detalle que puede apreciarse en la citada ilustración. Los electrones, como ya se ha comentado en varias ocasiones, fluyen gradualmente desde un transportador a otro con un potencial redox algo más positivo, como si bajaran por una escalera en lugar de saltar por la ventana. Sin embargo, en los complejos I, III y IV el “salto” es lo suficientemente elevado como para que se desprenda la energía necesaria para sintetizar ATP (en el complejo IV se trata de un *gran salto*).

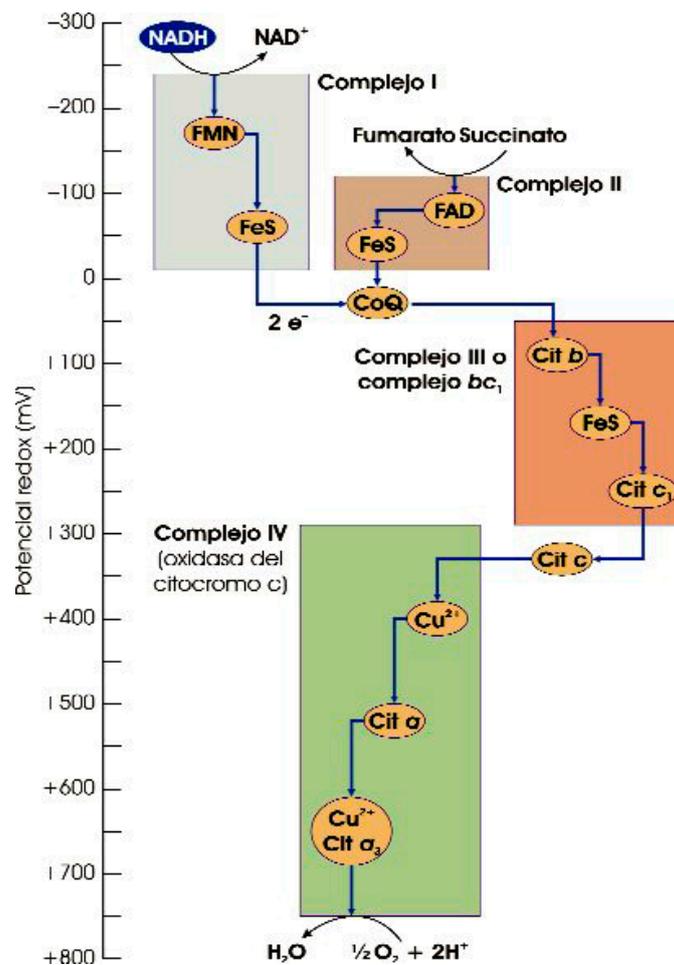


Ilustración 8.23. “Escalera” de electrones que fluyen gradualmente desde el NADH o el succinato hasta el O_2 . FeS simboliza un centro ferrosulfurado, CoQ la ubiquinona y cit quiere decir citocromo (Fuente: ASH).

Ahora bien, ¿cómo tiene lugar el acoplamiento entre la oxidación del NADH y la síntesis de ATP? Durante un tiempo se pensó en un mecanismo similar al de la fosforilación a nivel de sustrato; es decir, en los complejos I, III y IV se debería formar un compuesto de elevada energía desde el que se transfiriera un grupo fosforilo al ADP. Pero ese intermediario, pese a una intensiva búsqueda, nunca fue hallado.

4.4. La hipótesis quimiosmótica

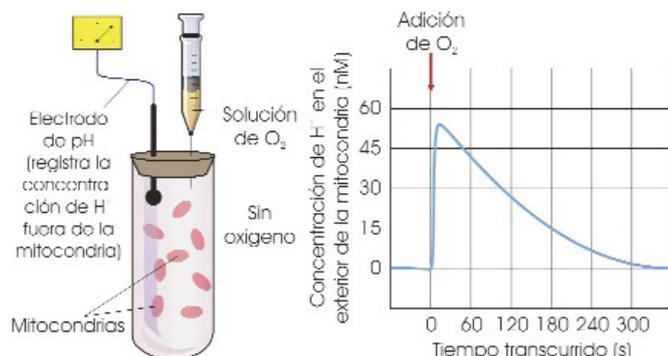
En 1961, el bioquímico británico Peter Dennis Mitchell (1920-1992) sugirió que el transporte de electrones en la mitocondria y la síntesis de ATP podrían estar acoplados gracias un **gradiente de protones**, es decir, a una diferencia en la concentración de protones (H^+) a un lado y otro de la membrana mitocondrial interna. Puesto que los H^+ llevan carga eléctrica, al acumularse a un lado de la membrana generan no solo una *diferencia de pH* respecto del otro lado, sino también una *diferencia de potencial eléctrico*. Esta propuesta, conocida como **hipótesis quimiosmótica**, suscita dos preguntas: ¿cómo se genera el gradiente de protones, y cómo se utiliza para formar ATP?

Respecto a la primera pregunta, la respuesta es que en la membrana interna mitocondrial hay **bombas de protones**, es

decir, complejos moleculares capaces de sacar H^+ de la matriz mitocondrial al espacio intermembranal consumiendo energía, de la misma forma que una bomba hidráulica extrae agua de un sótano inundado consumiendo combustible. De hecho, en la mitocondria hay dos de tales bombas, que difieren en su fuente de energía:

- 1.º Una **bomba eléctrica**, es decir, una bomba que impulsa H^+ gracias a la circulación de electrones. Esta bomba no es otra que la cadena respiratoria. Ese es, exactamente, el papel del flujo de electrones a lo largo de la cadena: el bombeo de H^+ desde la matriz hacia el espacio intermembranal.
- 2.º Una **bomba química**, esto es, que requiere del aporte de energía química. Incluida entre las *bombas de clase F* citadas en la Unidad 3, se conoce como **ATPasa F_0F_1** , debido a que posee un componente inmerso en la membrana mitocondrial interna (F_0) y otro que se proyecta hacia la matriz (F_1). El nombre de ATPasa es una contracción de ATP-hidrolasa, ya que este complejo es capaz de hidrolizar ATP y, con la energía obtenida, bombear H^+ hacia el espacio intermembranal.

Ilustración 8.24. Experimento que pone de manifiesto la existencia de una bomba de H^+ activada por el transporte de electrones desde el NADH hasta el O_2 a través de la cadena respiratoria (Fuente: ASH).



Hay, pues, dos bombas que extraen H^+ de la mitocondria. Ambas comparten también otra propiedad: son reversibles, esto es, pueden funcionar en sentido contrario, dejando que fluyan los H^+ hacia el interior de la mitocondria y aprovechando la energía libre desprendida por este proceso espontáneo para impulsar electrones desde el H_2O hasta el NAD^+ o para sintetizar ATP, respectivamente.

El que tales bombas funcionen en uno u otro sentido depende de su potencia. Nos puede servir para entenderlo una sencilla analogía. Una bomba hidráulica puede impulsar agua hasta un depósito situado a cierta altura, pero solo hasta que el peso del agua acumulada supere a la fuerza que es capaz de ejercer la bomba (y que será proporcional a su potencia). En ese momento el agua del depósito empezará a caer a través de la bomba y, si esta es reversible, dejará de *consumir* energía y comenzará a *producirla*; es decir, la bomba se habrá transformado en un generador.

¿Qué ocurrirá si dos de tales bombas, A y B, impulsan agua hacia un mismo depósito, pero la potencia de A es superior a la de B? Al principio las dos bombas trabajarán al unísono, pero llegará un momento en que se sobrepase el nivel crítico admitido por B, de modo que esta dejará de funcionar como bomba y el agua fluirá cuesta abajo a su través; sin embargo, al ser más potente, A todavía podrá seguir bombeando. De esta forma, el nivel del depósito permanecerá estable, ya que toda el agua que sube a través de A bajará a través de B. Y lo que es más importante, la electricidad consumida por A será igual a la producida por B —descontando las inevitables pérdidas—. Es decir, a través del depósito estamos transfiriendo energía desde A hasta B.

En las mitocondrias nos encontramos con una situación similar, solo que en vez de agua se bombean protones. ¿Cuál de las dos bombas —la eléctrica o la química— hará el papel de la bomba A de nuestro ejemplo y cuál el de la B? Sabemos que la hidrólisis del ATP libera una energía de unos 0,6 eV, equivalente a la caída de dos electrones a través de una diferencia de potencial de 300 mV; esa será, pues, la medida de la potencia de la ATPasa. Por su parte, uno de los tramos de la bomba eléctrica, el representado por el complejo IV, dispone de una caída de potencial de unos 500 mV [véase la ilustración 8.23], lo que hace que sea muy difícil invertir el flujo de electrones y lanzarlos cuesta arriba desde el H₂O hasta el citocromo c. La bomba eléctrica es, así, la más potente, lo que implica que la impulsada por ATP trabajará, en la práctica, a la inversa: permitiendo que los H⁺ fluyan a su través hacia la matriz mitocondrial y aprovechando la energía desprendida para sintetizar ATP. Por tal razón, a menudo se la conoce como **sintasa del ATP**³, más que como ATPasa.

4.5. Las dos “monedas” energéticas

En los últimos años se ha ahondado en la estructura y en el funcionamiento de la sintasa del ATP [véase la ilustración 8.25]. Se trata, en esencia, de un *rotor*, que gira gracias a la libre difusión de protones a través de un anillo de proteínas llamadas subunidades c. Dicho anillo recuerda a una puerta giratoria: cuando un H⁺ entra a través de un determinado *canal de entrada* se une a una subunidad c, y esta unión hace que el anillo gire hasta que la siguiente subunidad c libre queda colocada frente al canal, dispuesta a recibir a un nuevo H⁺. Cada H⁺ ha de dar una vuelta completa para acceder a un *canal de salida* y ser liberado a la matriz mitocondrial. Este giro de 360° del anillo induce cambios conformacionales en el componente F₁, responsables de la unión del ADP a la denominada *subunidad β*, su fosforilación y su liberación como ATP. Puesto que hay tres subunidades β, por cada giro completo de la sintasa se fabrican tres moléculas de ATP.

³ La enzima se llama *sintasa*, y no, como a menudo se dice, *sintetasa*: una sintetasa cataliza reacciones de condensación utilizando como fuente de energía ATP, mientras que, en este caso, la fuente de energía es el flujo de H⁺. Las sintetetasas o ligasas son enzimas de **clase 6** [véase el recuadro “Nomenclatura y clasificación de las enzimas” en la Unidad 4]; en cambio, la sintasa del ATP es, como ya se ha dicho, una hidrolasa (**clase 3**).

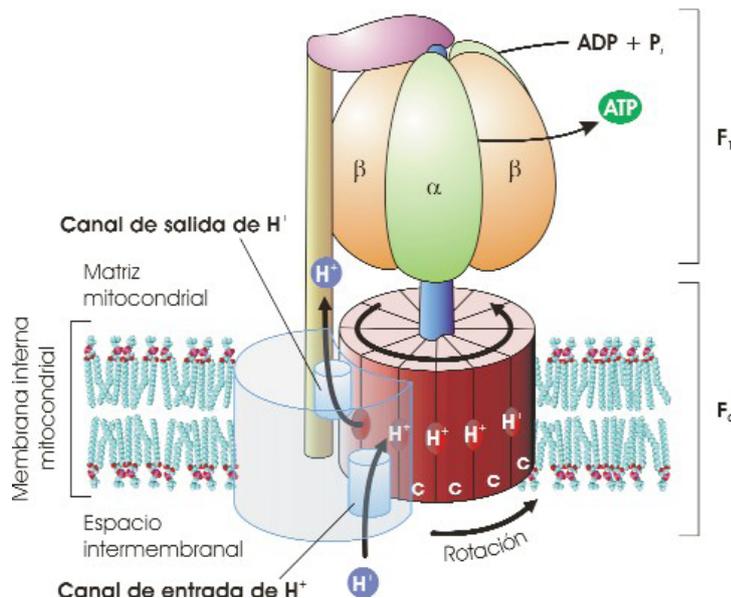


Ilustración 8.25. Modelo de la estructura de la sintasa del ATP. Por cada giro completo de la enzima se sintetizan 3 ATP (Fuente: ASH).

Se han contabilizado diez subunidades c en la ATPasa de levadura, lo que implicaría que *han de atravesarla* 10 H⁺ para que dé un giro completo y se *formen* 3 ATP. No obstante, es posible que el número de subunidades c varíe según el tipo de célula.

Por lo que respecta al motor eléctrico, se conoce bien el mecanismo de bombeo de protones del complejo III, algo menos el del complejo IV y muy poco el del complejo I. El complejo II —ya citado al hablar del rendimiento del ciclo de Krebs— no bombea H⁺, como tampoco lo hacen otras deshidrogenasas que pasan electrones a la coenzima Q (por ejemplo, la ETF que interviene en la β-oxidación). Las medidas más ajustadas muestran que, por cada par de electrones que

lo atraviesan, el complejo I bombea 4 H⁺, el complejo III bombea otros 4 H⁺ y el complejo IV bombea 2 H⁺. En total, 10 H⁺ por cada NADH que cede sus electrones, y 6 H⁺ si se ceden directamente a la coenzima Q.

Estos datos parecen indicar que se generan 3 ATP por cada NADH que cede sus electrones a la cadena respiratoria. No obstante, dos circunstancias pueden alterar este cálculo:

- El complejo I solo recoge los electrones del NADH si este se halla en la matriz mitocondrial. Por tanto, el NADH generado en la glucólisis no podría en principio ser reoxidado por la cadena respiratoria, ya que se produce en el citosol y la membrana mitocondrial interna es impermeable al NADH. Sin embargo, las mitocondrias de las células animales poseen **sistemas de lanzadera** que transportan electrones desde el NADH citosólico a la cadena respiratoria por una vía indirecta. La más activa de ellas, llamada **lanzadera del malato-aspartato**, transfiere electrones desde el NADH citosólico a una molécula de NAD⁺ de la matriz, que se reduce a NADH y cede luego sus electrones al complejo I; pero la **lanzadera del glicerol 3-fosfato**, propia del músculo esquelético y del cerebro, pasa electrones directamente a la ubiquinona, «saltándose» el complejo I, por lo que solo se bombearán 6 H⁺.

En las plantas no hay necesidad de sistemas de lanzadera, puesto que sus mitocondrias incluyen una **deshidrogenasa orientada hacia el citosol** que transfiere electrones directamente desde el NADH de origen glucolítico a la ubiquinona, eludiendo el complejo I y bombeando, pues, 6 H⁺.

- El gradiente de H^+ no se utiliza únicamente para fabricar ATP. Muchos transportadores que operan en la membrana mitocondrial interna obtienen directamente su energía del gradiente de H^+ [véase la ilustración 8.26], y no del ATP. Es el caso de los transportadores que han de introducir en la matriz mitocondrial las moléculas de fosfato y de ADP necesarias para la síntesis de ATP, al tiempo que dejan salir el ATP recién formado. Uno de tales sistemas, por ejemplo, promueve el cotransporte de una molécula de P_i y de un H^+ [véase, de nuevo, la ilustración 8.26]; como cada ATP sintetizado implica el consumo de un P_i , la síntesis de 3 ATP precisará, en realidad, del flujo de 13 H^+ (10 para completar una vuelta del rotor y 3 para obtener los correspondientes P_i).

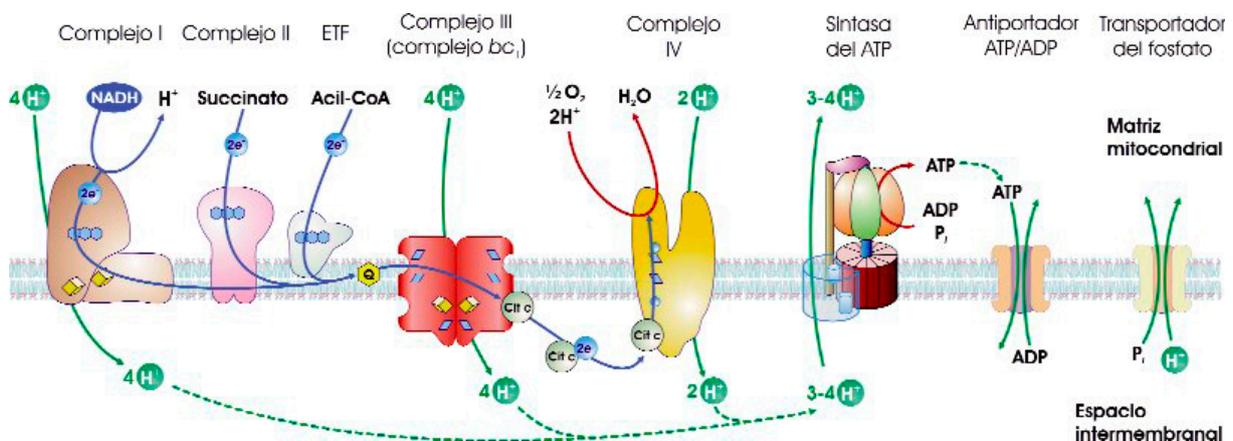


Ilustración 8.26. Esquema del acoplamiento entre el flujo de electrones a través de la cadena respiratoria y la síntesis de ATP (Fuente: ASH).

Abundando en el último punto, cabe destacar que cada día se descubren más procesos celulares cuya fuente de energía no es la hidrólisis de ATP, sino el flujo de iones H^+ a favor del gradiente de concentración: abarcan desde el intercambio de moléculas o iones a través de membranas hasta reacciones de biosíntesis, pasando por el movimiento de los flagelos bacterianos y la generación de calor. En muchas ocasiones el gradiente de H^+ es sustituido por un gradiente de iones Na^+ : se conocen, por ejemplo, sintasas de ATP impulsadas por un flujo de dichos iones sodio.

Contemplar al ATP como la moneda energética de las células era, sin duda, una visión correcta en tiempos de Lipmann, pero tras la admisión de la hipótesis quimiosmótica adolece de falta de actualización. En realidad, todas las células conocidas disponen de dos monedas energéticas, una soluble —el ATP o, a veces, el GTP— y otra asociada a membranas —el gradiente de protones y/o de iones sodio—. La sintasa del ATP actúa como oficina de cambio, capaz de convertir una moneda en la otra. Y su cotización, como ocurre con las divisas de los distintos países, fluctuará en función de los avatares de la economía (es decir, de la energética) celular.

4.6. Hidrogenosomas y peroxisomas

Podemos ahora realizar un esquema global de la parte respiratoria del ciclo del carbono. Como se observa en la ilustración 8.27, el oxígeno se emplea solo al final, en la membrana interna mitocondrial, para oxidar los 24 electrones (20 en forma de NADH y 4 directamente entregados a la ubiquinona) procedentes de la glucosa.

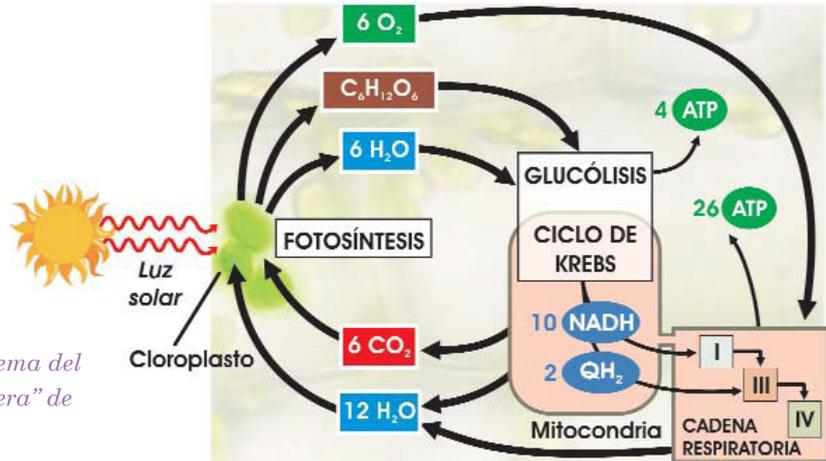


Ilustración 8.27. Nuevo esquema del ciclo del carbono, con la “escalera” de electrones (Fuente: ASH).

Existen, no obstante, algunos microorganismos eucarióticos en los que este proceso no puede completarse, porque carecen de mitocondrias. Destaca entre ellos *Trichomonas vaginalis*, causante de extendidas infecciones de transmisión sexual. Estos protozoos poseen, a cambio, un orgánulo denominado **hidrogenosoma**, de tamaño similar a las mitocondrias y rodeado, asimismo, por una doble membrana. Carece de cadena respiratoria y de sintasa del ATP, pero posee el antiportador ATP/ADP. El suceso de respiración que llevan a cabo estos orgánulos consiste, en esencia, en la oxidación del piruvato a acetato y CO₂, con la formación de ATP por fosforilación a nivel del sustrato y de H₂ (de ahí su nombre). Como carecen de las enzimas del ciclo de Krebs no pueden oxidar el acetato formado, por lo que este se exporta hasta el citoplasma de la célula hospedadora [véase la ilustración 8.28].

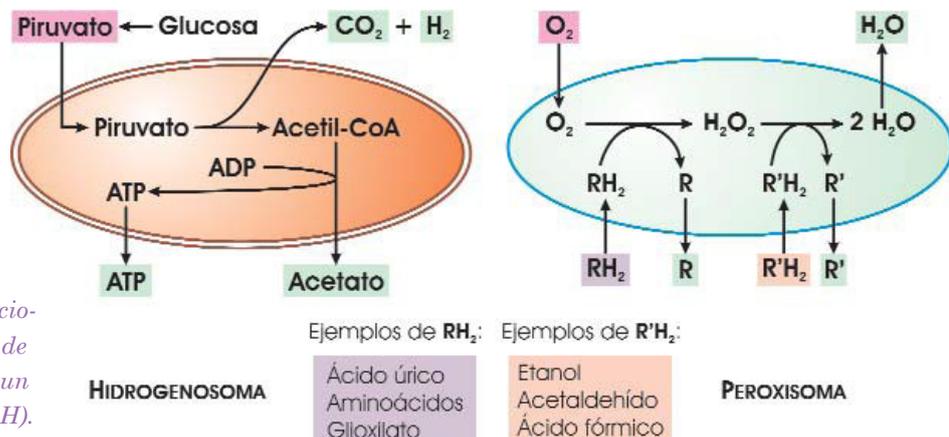


Ilustración 8.28. Reacciones bioquímicas típicas de un hidrogenosoma y de un peroxisoma (Fuente: ASH).

Los hidrogenosomas son orgánulos poco ubicuos, cuya presencia se ciñe a ciertos organismos anaeróbicos. No ocurre así con otros orgánulos que también guardan relación con los procesos respiratorios: los **peroxisomas**, presentes en todas las células animales (excepto los glóbulos rojos) y muchas células vegetales. Son orgánulos pequeños, rodeados por una única membrana, que contienen enzimas que utilizan el oxígeno molecular para oxidar sustancias orgánicas, entre ellas muchos ácidos grasos (el proceso es similar a la β -oxidación que ocurre en las mitocondrias; de hecho, hoy sabemos que, salvo en algunos tejidos como el hepático, la mayor parte de los ácidos grasos se oxidan en peroxisomas, no en mitocondrias). Sin embargo, al carecer los peroxisomas de cadenas respiratorias, los electrones obtenidos en tales oxidaciones se transfieren directamente al oxígeno molecular, con lo que la energía liberada no se recupera en forma de ATP, sino que se emite como calor.

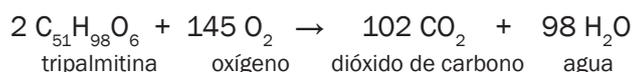
Además, como subproducto de dichos procesos se genera **peróxido de hidrógeno** (H_2O_2), sumamente tóxico, por lo que los peroxisomas contienen ingentes cantidades de la enzima **catalasa**, capaz de degradar el H_2O_2 y, de paso, oxidar diversas sustancias tóxicas en las células hepáticas y renales [véase, de nuevo, la ilustración 8.28]. Piense en ello el lector si alguna vez ingiere alcohol: aproximadamente el 25 por ciento del mismo se oxidará a acetaldehído por esta vía.

Actividades

- 21.** Lehninger incubó anaeróticamente NADH puro con mitocondrias tratadas con fosfato inorgánico, agua y ADP, en ausencia de cualquier intermediario del ciclo de Krebs. El NADH se oxidaba rápidamente a NAD^+ , consumiéndose oxígeno, y, simultáneamente, se formaban tres moléculas de ATP por cada átomo de oxígeno consumido. ¿A qué conclusiones permite llegar este experimento?
- 22.** Un experimento clásico es el que viene esquematizado en la ilustración 8.24. Si se añade NADH a una suspensión de mitocondrias carentes de O_2 , no se observa ningún cambio. Sin embargo, al añadir una pequeña cantidad de O_2 el pH del medio disminuye bruscamente (es decir, aumenta la concentración de H^+), para luego volver lentamente a sus valores iniciales. ¿Cómo interpretas estos datos?
- 23.** Calcula el número de moléculas de ATP que, como máximo, se podrá obtener a partir de la oxidación de una molécula de NADH y de una molécula de succinato.
- 24.** A partir de los resultados de las actividades 17 y 23, calcula el rendimiento energético que se puede obtener al oxidar (en la respiración) una molécula de glucosa.
- 25.** ¿Por qué se emplea peróxido de hidrógeno (agua oxigenada) para prevenir las infecciones bacterianas a través de una herida?

Solucionario

- Tras el impacto la atmósfera quedaría saturada de polvo litosférico, vapor de agua y sustancias volátiles (óxido nitroso, por ejemplo) procedentes del meteorito vaporizado. Durante los seis o más meses que tardara la atmósfera en quedar limpia de este *smog*, la oscuridad y la súbita caída de las temperaturas mermarían la actividad productora de las algas del fitoplancton y de las plantas terrestres —recordemos que las plantas necesitan la luz para realizar la fotosíntesis—, lo que traería consigo el colapso de las cadenas alimenticias basadas en los vegetales (las reservas de los ecosistemas marinos no van más allá de 10 a 100 días). Entre las víctimas hubo foraminíferos, ammonites, belemnites, corales, briozoos y muchos reptiles marinos y terrestres (entre ellos, por supuesto, los dinosaurios).
- El **efecto de invernadero** está provocado por la acumulación en la atmósfera de gases como el vapor de agua, el CO_2 o el metano. Dichos gases son bastante transparentes a la luz de onda relativamente corta que llega desde el Sol a la Tierra, pero no a la radiación infrarroja de mayor longitud de onda que la superficie de nuestro planeta devuelve al enfriarse. Como consecuencia, la atmósfera absorbe radiación infrarroja y se calienta. Si no existiera el efecto de invernadero la temperatura de la superficie terrestre sería unos 33 grados Celsius más baja que en la actualidad. Pero el consumo de combustibles fósiles y la destrucción de bosques a gran escala han incrementado la concentración media de CO_2 y, en paralelo, la temperatura terrestre.
- Puede observarse que los niveles de CO_2 atmosférico oscilan a lo largo del año, mostrando un pico hacia abril o mayo y un mínimo anual hacia septiembre. Esta pauta es el resultado de la actividad de las plantas en primavera, cuando les salen las hojas —con el consiguiente descenso de los niveles de CO_2 debido a su asimilación por las plantas para fabricar materia orgánica—, y de la descomposición de la materia orgánica en otoño e invierno. A estas variaciones estacionales se superpone un aumento progresivo de la concentración media anual de CO_2 por las razones explicadas en la actividad 2, de manera que la cantidad de CO_2 al acabar un año es algo superior a la que había al empezar.
- La biomasa de plantas (como el algodón) y de otros organismos (como las algas del plancton) se incrementa gracias a que asimilan sustancias inorgánicas como el CO_2 . El enterramiento de las plantas y su posterior descomposición produce carbón, y la fermentación de la parte grasa del plancton, al morir este, genera los hidrocarburos del petróleo; a partir de este último se obtienen, por ejemplo, plásticos y fibras sintéticas. Al quemar la ropa, el carbono que contiene, acumulado gracias a estos procesos, vuelve a la atmósfera como CO_2 .
- Para calcular el CR hay que escribir, en primer lugar, la reacción global ajustada de la respiración. Por ejemplo, en el caso de una grasa como la tripalmitina, sería:

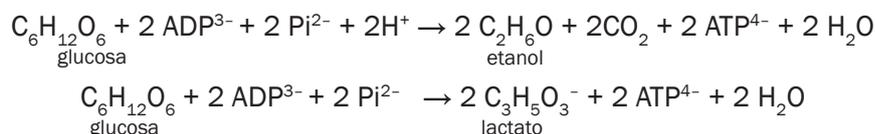


En consecuencia:

$$\text{CR} = \text{volumen } \text{CO}_2 / \text{volumen } \text{O}_2 = n^\circ \text{ moles } \text{CO}_2 / n^\circ \text{ moles } \text{O}_2 = 102/145 = 0,703.$$

La determinación del CR de las proteínas es mucho más compleja, pero obedece a los mismos principios.

6. Al principio el organismo consume la pequeña reserva de glucosa que se almacena en el hígado y en los músculos (en forma de glucógeno), razón por la cual en esos momentos el CR es de 1,0. El descenso a 0,7 corresponde al consumo de la abundante reserva de grasa del tejido adiposo. Cuando dicha reserva se haya agotado, el organismo se verá obligado a consumir sus propias proteínas, por lo que aumentará de nuevo el CR (el nitrógeno del grupo amino de los aminoácidos proteínicos se eliminará entonces en forma de urea).
7. La explicación más consistente es que la fermentación alcohólica no ocurre en un solo paso, sino en varias etapas en las que unas moléculas se van transformando en otras hasta alcanzar los productos finales (etanol y CO_2). En una de dichas etapas la glucosa se transformará en fructosa: además, reaccionará con moléculas de fosfato inorgánico (Pi), obteniéndose así el 1,6-bisfosfato de fructosa; este debe ser un intermediario esencial en el proceso, por lo que la fermentación cesa cuando se agota el Pi y no se puede seguir formando.
8. Para sintetizar un mol de ATP a partir de ADP y Pi se requiere la misma energía que se libera durante su hidrólisis: 57 kJ. Como dispone de 4600 kJ (el 50 % de 9200 kJ), podrá sintetizar $4600 \text{ kJ} / 57 \text{ kJ mol}^{-1} \cong 81$ moles de ATP. Puesto que cada mol pesa 503 g, eso supondrá $81 \text{ mol} \times 503 \text{ g mol}^{-1} = 40\,743 \text{ g} \cong 41 \text{ kg}$. Dado que la joven pesa 60 kg, ¡cada día fabricará una cantidad de ATP equivalente al $100 \times 41 / 60 \cong 68$ % de su peso!
9. Evidentemente, pese a las enormes cantidades de ATP que se sintetizan a lo largo del día, este no se almacena en cantidades significativas, sino que se utiliza de forma casi inmediata para efectuar el trabajo mecánico y químico que requiere el cuerpo humano. Si la joven fabrica 41 kg de ATP cada día, pero solo almacena entre 70 y 100 g (entre 0,07 y 0,1 kg), eso significa que el ATP se recicla entre 410 y 586 veces al día (el primer dato se obtiene dividiendo 41 entre 0,1, y el segundo dividiendo 41 entre 0,07); en números redondos, cada molécula de ATP se forma, se hidroliza y se usa unas 500 veces al día. Visto de otra manera: puesto que a lo largo del día hay $24 \times 60 = 1440$ minutos, cada molécula de ATP “vivirá” desde que se crea hasta que se utiliza unos $1440 / 500 = 2,88 \cong 3$ minutos por término medio.
10. Los números de oxidación de los carbonos 1, 2 y 3 del propan-1-ol son, respectivamente, -1, -2 y -3, y su estado de oxidación global —por lo que se refiere exclusivamente a sus átomos de carbono— es de $(-1) + (-2) + (-3) = -6$; análogamente, el número de oxidación total de los átomos de carbono del 2-propen-1-ol es de $(-1) + (-1) + (-2) = -4$, el del propanal es de $(+1) + (-2) + (-3) = -4$ y el del ácido propanoico es de $(+3) + (-2) + (-3) = -2$. Así pues, la molécula más oxidada es el ácido propanoico, y la más reducida el propan-1-ol.
11. Podemos partir de la ecuación (13) y añadirle las modificaciones que aparecen en la ilustración 8.14 (en particular, todo el NADH que se produce se consume y, por esta razón, no se incluye en la ecuación global):



12. Sabemos por el texto que un mol de glucosa puede liberar 3012 kJ. Por lo tanto, el porcentaje de esa energía que no se libera es de $100 - \frac{252 \times 100}{3012} = 91,6$ % durante la fermentación alcohólica, y de $100 - \frac{232 \times 100}{3012} = 92,3$ % durante la láctica. Así pues, el etanol, por

ejemplo, conserva casi toda la energía que poseía la glucosa, lo cual se pone de manifiesto por la gran cantidad de calor que desprende cuando se le aplica un llama.

- 13.** Durante la fermentación de un mol de glucosa se sintetizan dos moles de ATP (en la glucólisis que, recordemos es una fase común en la respiración y en las fermentaciones), cada uno de los cuales almacena una energía libre de 57 kJ (ecuación 7). Así

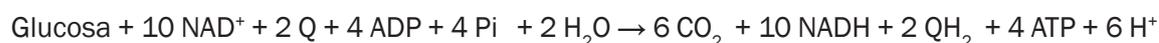
pues, la cantidad de energía que se recupera es de $\frac{2 \times 57}{252} \times 100 = 45\%$ para la fermentación alcohólica, y de $\frac{2 \times 57}{232} \times 100 = 49\%$ para la láctica. El resto (55 % y 51 % respectivamente) se pierde en forma de calor.

- 14.** El homogeneizado de levadura contiene todas las enzimas necesarias para llevar a cabo la fermentación láctica; si, además, se añade glucosa, ADP, Pi y NAD⁺, que son los sustratos de la fermentación, ¿por qué no ocurre esta hasta que se añade ATP, que es un producto de la misma? La respuesta es que para que la glucosa pueda incorporarse a la ruta glucolítica y fermentar ha de fosforilarse durante la fase preparatoria. Este proceso requiere el aporte de ATP. Sin ATP previo no podrían ocurrir los pasos 1 y 3 de la glucólisis y, por tanto, no se produciría la fermentación.

- 15.** Una hipótesis podría ser la siguiente: cuando se hidroliza el ATP (ecuación 7) se libera un protón, H⁺. Durante un ejercicio intenso las demandas de ATP por los músculos son muy elevadas, y la fermentación láctica se convierte en la ruta dominante para producir ATP. Como se observa en la respuesta a la actividad 11, durante la fermentación láctica no se consume ningún H⁺. Así pues, se están produciendo H⁺ a un ritmo elevado al hidrolizarse ATP para la contracción muscular, pero no se eliminan al regenerarse el ATP durante la fermentación láctica. Como consecuencia, se incrementa la concentración de H⁺ y baja el pH.

- 16.** Tal y como muestra la ilustración 8.12, el potencial rédox en condiciones fisiológicas del par NAD⁺/NADH es -300 mV, mientras que el del par O₂/H₂O es +790 mV. La diferencia de potencial entre ambos es de +790 - (-300) = 1090 mV. Para sintetizar ATP es necesario un salto de 300 mV, por lo que la energía desprendida al oxidarse el NADH equivaldrá a 1090/300 = 3,63 veces dicha caída. Puesto que no se pueden sintetizar fragmentos de ATP, el máximo de tales moléculas que se podrán obtener por este procedimiento será de 3. En realidad, el número siempre será menor debido, entre otras cosas, a pérdidas en forma de calor.

- 17.** Combinando las ecuaciones (13), (14) y (15), suponiendo que el GTP cede su fosforilo al ADP y teniendo en cuenta que cada molécula de glucosa da origen a dos de piruvato —por lo que las ecuaciones (14) y (15) habrán de multiplicarse por 2—, obtendremos:

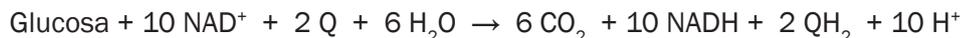


Obsérvese, una vez más, que los seis átomos de carbono de la glucosa se han oxidado completamente a CO₂, sin que por el momento haya intervenido el O₂.

- 18.** En realidad la situación es algo más complicada de lo que deja entrever el enunciado, porque dos de los átomos de oxígeno de la glucosa se pierden en forma de H₂O durante la glucólisis, de modo que solo quedan *cuatro* para formar parte de las *seis* moléculas de CO₂. De los ocho átomos (6 × 2 - 4) de oxígeno que “faltan”, cuatro proceden de las cuatro moléculas de H₂O que entran en las dos vueltas del ciclo de Krebs (una por cada molécula de piruvato); los otros cuatro provienen de otras tantas moléculas de fosfato (las dos que reaccionan con G3P durante la glucólisis y las dos que ingresan en el ciclo de Krebs para formar GTP).

La verdad es que, en último término, esos ocho átomos de oxígeno adicionales proceden todos ellos de moléculas de agua, ya que un átomo de oxígeno de cada molécula de fosfato se

obtiene del H_2O cuando el ATP (o el GTP) se hidroliza, según pone de manifiesto la ecuación (6). Podemos verlo claramente si sumamos la ecuación de oxidación de la glucosa (obtenida en la actividad 17) con la ecuación (6) multiplicada por cuatro:



Esta combinación con el agua es la que establece la diferencia con la combustión, en la que el carbono se combina directamente con el O_2 , liberando la energía en forma de calor.

- 19.** De cada 3 g de glucógeno almacenado en el hígado o en el músculo solo 1 g corresponderá al polisacárido; los 2 g restantes serán de H_2O . Así pues, el rendimiento energético real será de 17 kJ por cada 3 g, lo que significa 5,7 kJ por gramo; a cambio, 1 g de grasa rinde 39 kJ, es decir, más de seis veces lo que la correspondiente cantidad de glucógeno.
- 20.** En la ilustración citada se aprecia que se requieren 7 procesos de β -oxidación, al término de los cuales se obtienen 7 NADH, 7 QH_2 (o FADH_2 , si preferimos contar el grupo prostético de la ETF) y 8 acetil-CoA; estos, a su vez, ingresan en el ciclo de Krebs, rindiendo cada uno de ellos (ecuación 15) 3 NADH, 1 QH_2 y 1 GTP (que equivale a 1 ATP). En total, pues, se producirán:

$$\bullet 7 + (8 \times 3) = 31 \text{ NADH} \qquad \bullet 7 + (8 \times 1) = 15 \text{ QH}_2 \qquad \bullet 8 \times 1 = 8 \text{ ATP.}$$

Sin embargo, en el proceso de activación del ácido graso se consumen el equivalente a 2 ATP, que es necesario descontar del cómputo total (quedando un total de 6 ATP).

- 21.** Nos indica que hay tres reacciones en la cadena respiratoria —una por cada ATP formado— en las que se libera la suficiente energía como para formar una molécula de ATP. Obsérvese que esta cifra está próxima al cálculo efectuado en la actividad 16.
- 22.** Al añadir O_2 el NADH puede ser oxidado a través de la cadena respiratoria; este flujo de electrones debe impulsar H^+ fuera de la mitocondria, y por esta razón disminuye el pH en el medio (se corresponde con un aumento de la concentración de H^+ en el exterior de las mitocondrias). Cuando se ha agotado el O_2 cesa el flujo de electrones y deja de funcionar la bomba de H^+ ; el exceso de H^+ que había sido bombeado fuera retorna lentamente a las mitocondrias (para restablecer la situación de equilibrio inicial), y el pH externo vuelve a aumentar.
- 23.** Puesto que un NADH bombea 10 H^+ y se requieren 13 H^+ para sintetizar 3 ATP (10 para que la ATPasa de un giro completo y 3 para importar P_i a la matriz mitocondrial), y suponiendo que los H^+ no se empleen para otra cosa, podremos obtener a partir de su oxidación $10 \times 3/13 = 2,3$ ATP por término medio. El succinato, al ceder sus electrones directamente a la coenzima Q, no genera más que 6 H^+ , lo que supone $6 \times 3/13 = 1,4$ ATP. Hay que insistir en que se trata de cantidades máximas; el rendimiento real siempre será menor, puesto que parte de los H^+ se desvían hacia otros procesos celulares distintos de la producción de ATP.
- 24.** A partir de la oxidación de una molécula de glucosa se obtienen 10 NADH, 2 pares de electrones a nivel de la coenzima Q y 4 ATP por fosforilación a nivel de sustrato. Por lo tanto, la cantidad de ATP que se podrá obtener será: $(10 \times 2,3) + (2 \times 1,4) + 4 = 29,8 \cong 30$ ATP. Puesto que la oxidación completa de la glucosa libera 31,3 eV (ecuación 3), y cada ATP “recoge” 0,6 eV, la cantidad total de energía que se recuperará en forma de ATP será del $30 \times 0,6/31,3 = 0,58 = 58 \%$.
- 25.** Las bacterias son organismos procariotas y, como tales, carecen de orgánulos. En particular, no poseen peroxisomas ni, en consecuencia, la enzima catalasa. Por esta razón son incapaces de destruir el peróxido de hidrógeno, que es tóxico.

Glosario

Calorímetro

Aparato que sirve para medir las cantidades de calor suministradas o recibidas por un cuerpo.

Pigmento

Molécula que absorbe luz de ciertas longitudes de onda y refleja la restante, lo que confiere color —el correspondiente a la luz reflejada— al tejido en el que se encuentra.

Bibliografía

ASIMOV, I.: Fotosíntesis. Barcelona, Plaza & Janés, 1992.

Uno de los más conocidos divulgadores científicos, y también afamado escritor de ciencia-ficción, nos muestra con estilo claro y ameno el proceso del que depende la vida. Aunque se trata de un libro antiguo (fue escrito en 1968), su principal atractivo es que, partiendo de preguntas casi triviales (¿por qué no se agotan la comida ni el oxígeno?), logra introducirnos en la comprensión de los esfuerzos de tantos científicos por desentrañar el mecanismo de la fotosíntesis.

CAIRNS-SMITH, A. G.: Siete pistas sobre el origen de la vida. Madrid, Alianza, 1990.

El autor, emulando a Sherlock Holmes, va buscando “pistas” entre los seres vivos actuales para intentar averiguar su origen, lo que le permite explorar la estructura y funcionamiento de las células desde una perspectiva sorprendente, prescindiendo de tecnicismos.

DE DUVE, C.: La célula viva (2 tomos). Barcelona, Prensa Científica, 1988.

En este libro, su autor, premio Nobel de Medicina, nos introduce en un maravilloso viaje por el interior de una célula eucariótica viva, reduciéndonos con la imaginación al tamaño de bacterias y permitiéndonos nadar a nuestro gusto por su interior. Combina magistralmente la amenidad y el rigor científico, y constituye la mejor forma de adentrarse en los contenidos de la asignatura.

MAYNARD SMITH, J., Y SZATHMÁRY, E.: Ocho hitos de la evolución. Barcelona, Tusquets, 2001.

Obra que recorre de forma panorámica la evolución de los seres vivos, desde el origen de la vida hasta la aparición del lenguaje, jalonándola de una serie de “transiciones principales” (la aparición de las células, el surgimiento del sexo, la emergencia de la pluricelularidad...). Dirigido a un público no especializado, hace hincapié en los principales problemas que deben resolver los biólogos y trata muchos de los aspectos de la asignatura desde una perspectiva evolutiva.

SCHRÖDINGER, E.: ¿Qué es la vida? Barcelona, Tusquets, 1983.

Es uno de los textos más influyentes en la historia de la Biología, escrito en 1944 por uno de los físicos más prestigiosos. Schrödinger, presentándose a sí mismo como un “físico ingenuo”, intenta dilucidar —con prosa clara y argumentos persuasivos— los problemas de la herencia y la organización celular; parte únicamente de consideraciones físicas y predice la estructura de los genes antes del descubrimiento de la doble hélice.

SOL, C. Y OTROS: Selectividad Biología: pruebas de 2006. Madrid, Anaya, 2007.

Es un libro bastante económico en el que se plantean y se resuelven las cuestiones formuladas en pruebas de acceso a la Universidad de toda España.

TEIXIDÓ, F.: Biología. Schaum. Madrid, McGraw-Hill/Interamericana, 2005.

Adaptado al currículo vigente de segundo curso de bachillerato, en cada uno de sus capítulos se resumen de forma concisa los principales conceptos de Biología, se aportan instrucciones y consejos para no cometer errores en los exámenes y se proponen y resuelven multitud de ejercicios y problemas. Útil para preparar las pruebas de acceso a la Universidad.

VOGEL, G. Y ANGERMANN, H.: Atlas de biología. Barcelona, Omega, 1987.

Se trata de un libro que conserva plena vigencia en la presentación de los contenidos básicos de la Biología de forma esquemática y asociada siempre a ilustraciones claras y detalladas.

WATSON, J.: La doble hélice. Barcelona, Salvat, 1987.

Best-seller internacional desde su publicación, en 1968, narra de forma autobiográfica los acontecimientos que desembocaron en el descubrimiento de la estructura del ADN. Constituye una interesante descripción del modo en que trabajan los científicos, de sus anhelos y sus mezquindades; en suma, un relato de la naturaleza del éxito.

Aviso legal

El contenido de esta unidad es adaptación del existente en el libro de Biología para 2º de Bachillerato a distancia (NIPO: 660-09-096-2).

Adaptación: César Martínez Martínez
Asesor Técnico Docente Biología y Geología. CIDEAD, 2016.

La utilización de recursos de terceros se ha realizado respetando las licencias de distribución que son de aplicación, acogiéndonos igualmente a los artículos 32.3 y 32.4 de la Ley 21/2014 por la que se modifica el Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual. Si en algún momento existiera en los materiales algún elemento cuya utilización y difusión no estuviera permitida en los términos que aquí se hace, es debido a un error, omisión o cambio de licencia original.

Si el usuario detectara algún elemento en esta situación podrá comunicarlo al CIDEAD para que tal circunstancia sea corregida de manera inmediata.

En estos materiales se facilitan enlaces a páginas externas sobre las que el CIDEAD no tiene control alguno, y respecto de las cuales declinamos toda responsabilidad.



DIRECCIÓN GENERAL DE
FORMACIÓN PROFESIONAL

